Tome 48, nº 1. — Février 1941.

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET D'ANATOMIE COMPARÉE DE L'UNIVERSITÉ DE LAUSANNE

Directeur: Prof. R. MATTHEY

Contribution à l'étude génétique et biogéographique de *Zygaena ephialtes* L.

par

Paul BOVEY

Entomologiste à la Station fédérale d'essais viticoles et arboricoles, à Lausanne.

Avec la planche 1, une carte, 16 figures et 17 tableaux dans le texte.

Travail subventionné par la Société vaudoise des Sciences naturelles (Fonds Agassiz) et par la Société académique vaudoise.

SOMMAIRE

Deuxième partie.

Troisième partie.

INTRODUCTION.

> " *The fundamental units of racial variability are populations and genes, not the complexes of characters which connote in the popular mind a racial distinction.*"
> " *The geography of the genes, not of the average phenotypes, must be studied.*"
>
> DOBZHANSKY, 1937.

La connaissance du déterminisme des caractères phénotypiques d'une espèce polymorphe présente un double intérêt.

Du point de vue biologique, elle nous renseigne sur le mécanisme qui a présidé à la diversification de l'espèce et l'inventaire du patrimoine héréditaire sert de base à l'étude des populations naturelles, vaste domaine de la Génétique que l'on commence seulement à explorer et qui est en rapport étroit avec le problème de l'Evolution.

Du point de vue systématique, elle permet l'élaboration d'une classification naturelle groupant dans des catégories de même valeur les formes homologues.

On sait, à l'heure actuelle, que les caractères morphologiques et physiologiques qui différencient les sous-espèces, races, variétés et aberrations d'une espèce sont de deux natures. Les uns, relevant de la constitution du patrimoine héréditaire, sont conditionnés par des gènes et se transmettent de génération en génération conformément aux lois classiques de l'hérédité mendélienne. Ce sont les caractères-mutations ou génovariations, apparus spontanément au cours de l'évolution et qui d'emblée se montrent héréditaires. Les autres résultent de l'action des facteurs du milieu sur le soma et ne se maintiennent constants que si les conditions persistent qui leur ont donné naissance. Ce sont les somations ou modifications dépourvues de valeur évolutive. Dès lors, le problème fondamental de la variation d'un être vivant consiste à rechercher quels en sont les divers génotypes et dans quelle mesure ils varient en fonction des facteurs du milieu.

Au cours des 40 années qui nous séparent de cet événement important — la redécouverte des lois de MENDEL — d'où naquit

la Génétique, l'analyse de nombreuses espèces animales et végétales nous a renseignés sur la nature de leur variation, en même temps qu'elle a permis de préciser avec une rigueur de méthode remarquable le mécanisme de la transmission héréditaire. Mais si nombreuses et si variées qu'aient été les recherches dans ce domaine, d'importants groupes d'organismes ont échappé, jusqu'à maintenant, à toute investigation génétique méthodique. C'est le cas, dans l'ordre des Lépidoptères, de la famille des *Zygaenidae* dont plusieurs espèces, caractérisées par un polymorphisme remarquable, présentent pourtant, de ce fait, un réel intérêt biologique.

A vrai dire, ces papillons, en raison même de leur grande variabilité, ont depuis longtemps retenu l'attention des collectionneurs et des systématiciens qui, avec un zèle parfois exagéré, se sont appliqués à décrire et à nommer les nombreuses formes rencontrées dans la nature. Chez plusieurs Zygènes, la variabilité géographique a été l'objet d'études détaillées et l'espèce subdivisée en races géographiques d'importances diverses (sous-espèces, variétés) correspondant à des phénotypes déterminés. Mais ces travaux, basés sur l'examen de collections plus ou moins importantes, ne peuvent qu'exprimer cette variabilité sans parvenir à l'expliquer et, de ce fait, leurs résultats n'apportent qu'une faible contribution au problème de l'espèce et de son évolution qui reste l'une des préoccupations dominantes de la biologie contemporaine.

Dès 1910, cependant, BURGEFF, auquel on doit d'intéressants travaux sur les *Zygaenidae*, entreprit divers croisements en vue de préciser le déterminisme des caractères chez les principales formes de *Zygaena ephialtes* L. qui est l'une des plus intéressantes espèces de la famille. Malheureusement, ses recherches furent prématurément interrompues par la guerre en 1914 et ses conclusions, basées sur des résultats fragmentaires, demandaient, en raison de l'intérêt que présente cette espèce, à être contrôlées. C'est le thème qui me fut confié, comme travail de thèse, en 1931, par M. le Prof. R. MATTHEY à qui je tiens à exprimer ici ma très vive gratitude pour l'intérêt constant qu'il a témoigné à mes recherches, poursuivies durant plus de huit années, et pour les encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer. J'ai également une grande dette de reconnaissance envers M. le Dr H. FAES, directeur de la Station fédérale d'essais viticoles et arboricoles, à Lausanne. Je le remercie, en particulier, de m'avoir accordé, pour

ce travail que j'ai presque entièrement effectué durant mes heures de loisirs, l'usage des installations de la Station, spécialement de l'insectarium qui m'a rendu de grands services pour l'entretien de mes élevages. En maintes circonstances, M. le Dr P. Murisier, directeur du Musée zoologique de Lausanne, et M. le Dr J. de Beaumont, privat-docent, chef des travaux à l'Institut de Zoologie, m'ont aidé de leurs conseils. Je leur en exprime ma vive gratitude.

Plusieurs collègues suisses et étrangers, directeurs de Musées, spécialistes ou amateurs, m'ont transmis de précieuses indications sur la répartition géographique de l'Insecte dans leurs contrées respectives. Pour la grande amabilité avec laquelle ils ont répondu à mes demandes, il m'est agréable de remercier ici MM. Prof. Dr Burgeff (Würzburg), Dr J. Carl (Genève), Prof. Dr Gradojević (Belgrade), Prof. Dr Handschin (Bâle), Prof. Dr M. Hering (Berlin), O. Holik (Prague), Ch. Lacreuze (Genève), M. LeCharles (Paris), L. Lhomme (Douelle, Lot), Mlle Dr G. Montet (Berne), MM. Dr A. Pictet (Genève), Prof. Dr H. Rebel (Vienne), Dr U. Rocci (Turin), Prof. Dr Schneider-Orelli (Zürich), Dr R. Verity (Florence).

Je n'aurais pu mener à bonne fin la partie expérimentale de ce travail si je n'avais, par ailleurs, bénéficié de précieuses collaborations. Mon frère, R. Bovey, stud. sc., MM. P. Chatelanat et H. Hügi, aides de laboratoire à la Station, m'ont prêté leur aide en maintes circonstances pour l'entretien des élevages. Ma femme a été une collaboratrice dévouée et s'est en particulier chargée de la préparation des quelque 4.800 papillons qui constituent la base de cette étude. Qu'ils veuillent trouver ici l'expression de ma reconnaissance.

Je voudrais remercier aussi tous ceux qui, de près ou de loin, se sont intéressés à mes recherches et qui ont ainsi contribué à entretenir la petite flamme sans laquelle il ne m'aurait pas été possible de les poursuivre avec le même plaisir, dans des conditions parfois difficiles.

Enfin, je dois à la générosité de la Société vaudoise des Sciences naturelles (Fonds Agassiz) et de la Société académique vaudoise, la planche en couleurs qui illustre ce travail.

PREMIÈRE PARTIE

ZYGAENA EPHIALTES AU POINT DE VUE MORPHOLOGIQUE ET SYSTÉMATIQUE.

1. Morphologie générale du papillon, disposition des taches, pigmentation.

Mieux qu'une longue description, les figures 1-3 rendent compte de la morphologie générale de *Zygaena ephialtes* L. qui, avec *Z. transalpina* Esp., *Z. elegans* Bgff., *Z. angelicae* O., *Z. aratica* Stgr., *Z. dorycni* O. et *Z. Johannae* Le Cerf, constitue le sous-genre *Polymorpha* de Burgeff.

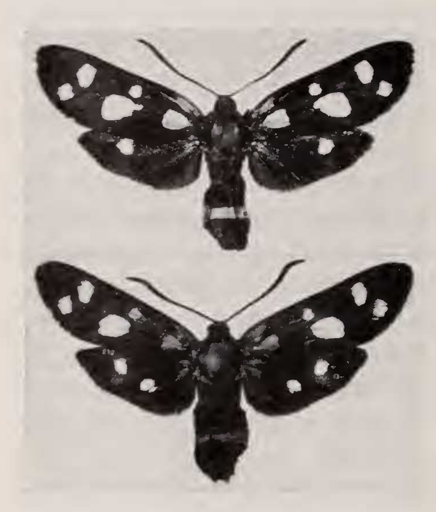


Fig. 1.
En haut: *Zygaena ephialtes* L. f. typique.
En bas: *Zygaena ephialtes* L. f. *Sophiae* Favre.

C'est une Zygène d'assez grandes dimensions — elle mesure de 30-40mm d'envergure — et ses ailes antérieures sont caractérisées par la présence de trois groupes formés chacun de deux taches non confluentes dont la coloration, de même que l'aspect des ailes postérieures, varie suivant les formes considérées. Elle se distingue facilement des autres espèces du sous-genre par l'anneau coloré que forme le 5me segment abdominal, complètement recouvert d'écailles rouges ou jaunes [1].

[1] Cet anneau coloré fait normalement défaut chez les autres espèces précitées, à l'exception de *Z. dorycni* O. de Russie, d'Arménie et de Perse, laquelle possède une bande abdominale rouge limitée à la face dorsale. Chez celles qui en sont dépourvues, cette ceinture peut apparaître comme aberration (exemple: ab. *cingulata* Hirschke de *Z. transalpina* Esp.) alors qu'elle est un caractère constant chez *Z. ephialtes* L.

Le fond de l'aile antérieure, noir avec reflets bleu verdâtre, comprend, à la face supérieure, deux types d'écailles (fig. 4):

a) Des écailles de fond, larges, à extrémité irrégulièrement dentée et étroitement imbriquées;

b) Des écailles de couverture (Deckschuppen) allongées, à extrémité bi- ou tridentée, insérées entre les rangées régulières des précédentes qu'elles recouvrent et moins étroitement imbriquées que ces dernières. Ce sont ces écailles qui donnent à l'aile son reflet bleu verdâtre caractéristique.



Fig. 3.
En haut: *Zygaena ephialtes* L. f. *peucedani* Esp.
En bas: *Zygaena ephialtes* L. f. *athamanthae* Esp.
(Gr. 1,5 fois.)

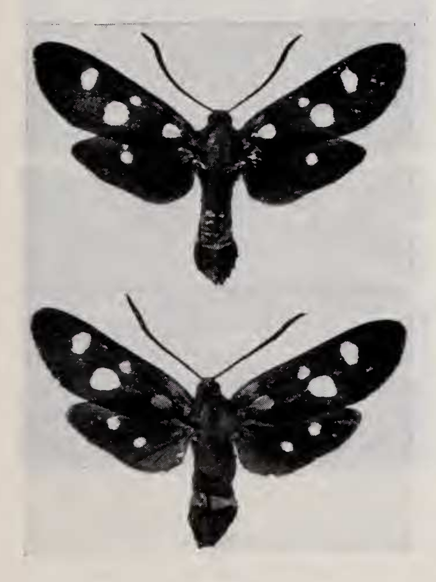


Fig. 2.
En haut: *Zygaena ephialtes* L. f. *medusa* Pall.
En bas: *Zygaena ephialtes* L. f. *aemilii* Favre.

A la face inférieure, les écailles sont toutes du même type et semblables aux écailles de fond de la face supérieure.

La bordure de l'aile antérieure porte une frange d'écailles longues à extrémité spatulée.

Les taches au nombre de six, cinq chez certaines formes, constituent trois groupes: basilaire, médian et terminal (fig. 5). Le groupe basilaire comprend deux taches localisées à la naissance

de l'aile. La première (tache 1), sub-ovalaire, est comprise entre le radius et la costale. Chez certaines formes, elle marque une tendance à s'allonger en pointe le long de cette dernière. La seconde (tache 2), plus grande, sub-triangulaire, est tangente au cubitus d'une part, aux axillaires d'autre part.

Le groupe médian comprend deux taches de dimensions très inégales: une antérieure (tache 3) petite, plus ou moins circulaire,

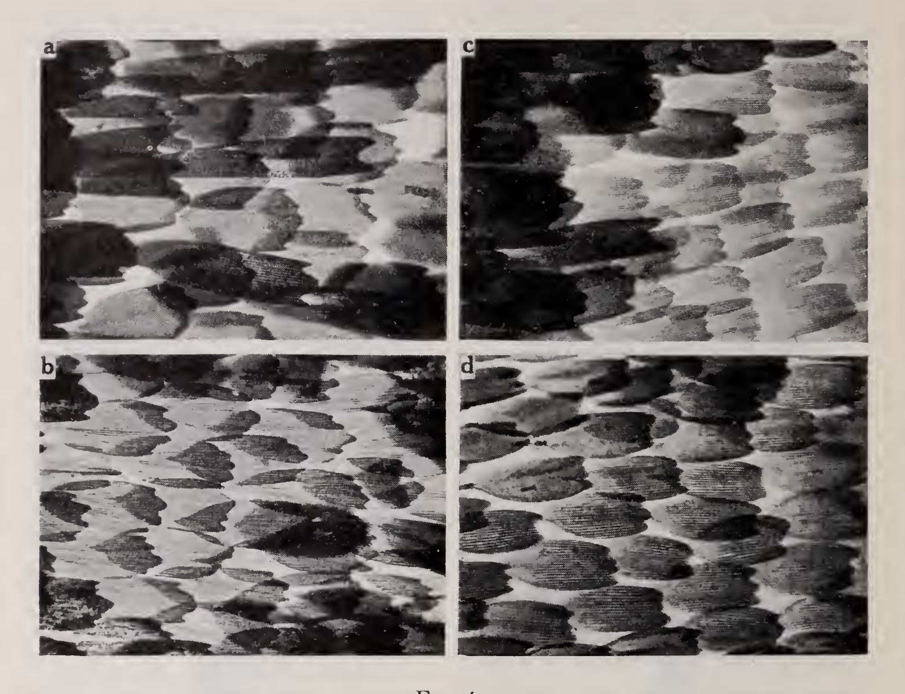


Fig. 4.

Disposition des écailles sur l'aile antérieure.

a) Fond noir de l'aile, face supérieure. Remarquer les deux types d'écailles. *b*) Tache 4, face supérieure. Un seul type d'écailles. *c*) Passage du fond noir à la tache 4. *d*) Fond noir, face inférieure.

tangente au cubitus, et mesurant 1^{mm}-$1^{mm},52$ de diamètre; une postérieure (tache 4), grande, comprise entre le cubitus et l'axillaire. Plus ou moins circulaire chez certaines formes (fig. 2 et 3), cette 4me tache tend à s'allonger parallèlement aux nervures *cu* et *ax* (fig. 1), et sa largeur, mesurée perpendiculairement à ces dernières, est d'environ 2^{mm}.

Le groupe terminal comprend également deux taches de dimensions très différentes. La plus grande (tache 5) est ovalaire ou plus ou moins polygonale; elle chevauche à la fois sur l'extrémité de la cellule radiale et sur la base des nervures *r3* à *m3*. La dernière (tache 6), sub-ovalaire et dont les dimensions sont maxima chez les individus reproduits (fig. 1), peut disparaître complètement ou présenter tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes.

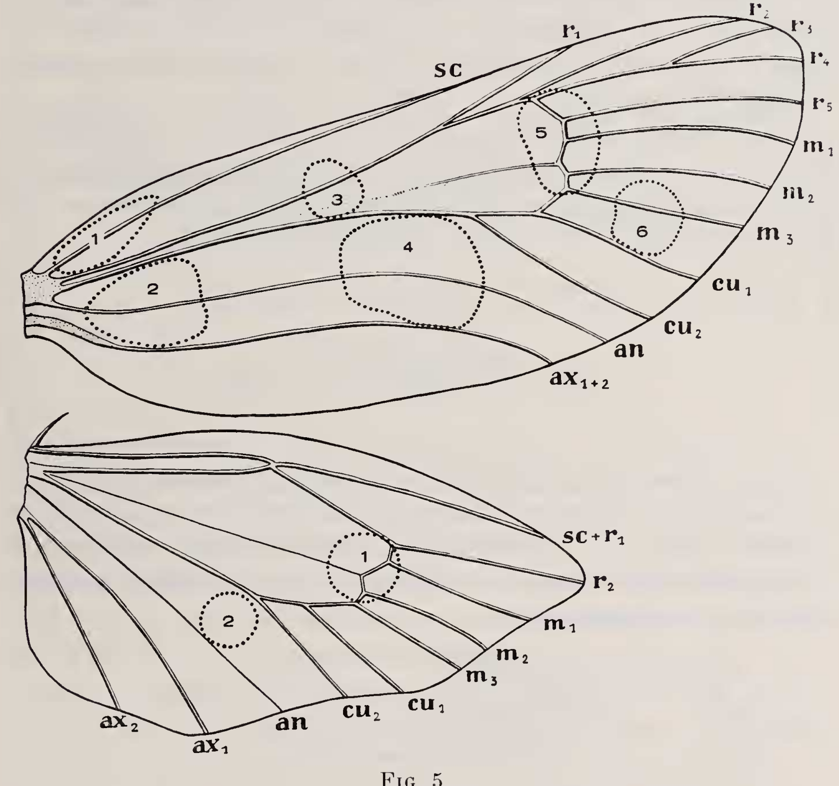


Fig. 5.
Nervulation et disposition des taches sur les ailes.

Au point de vue morphologique, ces taches sont caractérisées par l'absence d'écailles de couverture et la figure 4 *c* montre précisément le passage du fond noir de l'aile à la tache colorée. On y remarque nettement la disparition des écailles allongées et l'existence des seules écailles de fond semblables à celles de la partie noire.

L'extraordinaire polymorphisme de *Zygaena ephialtes* résulte principalement de la coloration de ces taches, qui, suivant la nature du pigment qui imprègne les écailles, apparaissent rouges, jaunes ou blanches, et de l'extension du pigment coloré, rouge ou jaune, tantôt localisé sur les écailles des taches basilaires, tantôt les envahissant toutes.

Cette variabilité affecte également l'aile postérieure dont les deux faces sont recouvertes d'écailles du même type et, à quelques variations près, semblables aux écailles de fond de l'aile antérieure. Les caractères de cette aile sont précisés au paragraphe suivant.

Le corps du papillon est recouvert d'écailles étroites et allongées, bleu noir, — rouges ou jaunes sur le 5me segment abdominal, — mêlées de poils noirs sur le thorax et la tête. Les antennes sont bleues, avec une petite tache blanche à l'extrémité.

2. Systématique.

La variabilité de *Zygaena ephialtes* affecte plusieurs caractères et résulte principalement de la nature d'un pigment coloré rouge ou jaune, de l'extension ou de la réduction sur les ailes de ce pigment coloré, et du nombre des taches des ailes antérieure et postérieure. Elle conduit à la différenciation de nombreuses formes que l'on peut grouper en:

1° Formes principales;
2° » intermédiaires;
3° » ou aberrations secondaires.

a) *Les formes principales.*

Au nombre de douze, que je mentionne dans le tableau I, ces formes présentent la particularité de pouvoir être classées en quatre groupes, parallèles deux à deux, à chaque forme rouge correspondant une forme jaune.

Tableau I.

	Formes éphialtoïdes rouges 1er groupe		Formes éphialtoïdes jaunes 2me groupe	
	Aile antérieure à 6 taches	Aile antérieure à 5 taches	Aile antérieure à 6 taches	Aile antérieure à 5 taches
Aile postérieure à 1 point	*ephialtes* L. forme typique	*medusa* Pall.	*coronillae* Esp.	*trigonellae* Esp.
Aile postérieure à 2 points	*Sophiae* Favre	*Aemilii* Favre	*flavobi-punctata* Favre	*Wutzdorffi* Hirschke
	Formes peucédanoïdes rouges 3me groupe		**Formes peucédanoïdes jaunes 4me groupe**	
	Aile antérieure à 6 taches	Aile antérieure à 5 taches	Aile antérieure à 6 taches	Aile antérieure à 5 taches
	peucedani Esp.	*athamanthae* Esp.	*icterica* Led.	*aeacus* Esp.

Chez les formes éphialtoïdes, le pigment coloré rouge ou jaune est surtout localisé sur les taches basilaires de l'aile antérieure et sur l'anneau abdominal, les taches 3-6 étant recouvertes d'écailles blanches, parfois plus ou moins intensément mêlées d'écailles rouges ou jaunes. L'aile postérieure, noir bleu, présente un ou deux points blancs dont la position est indiquée sur la figure 5.

Quatre formes éphialtoïdes rouges et quatre formes éphialtoïdes jaunes constituent respectivement les premier et deuxième groupes, au sein desquels elles se distinguent par le nombre des taches des ailes antérieure et postérieure (voir pl. 1, fig. 1-12).

Au premier groupe, je rattache arbitrairement la forme nominale, *Zygaena ephialtes*, décrite par Linné, en 1767, d'après des individus que Oberthür (1910) suppose provenir du Valais. Elle est caractérisée par deux taches basilaires rouges et quatre taches blanches, plus ou moins légèrement teintées de rouge, sur l'aile antérieure, et par un point blanc sur l'aile postérieure.

La disparition de la sixième tache conduit à la forme *medusa* Pallas (1771) = *falcatae* Hb. (1796).

L'existence d'un deuxième point sur l'aile postérieure caractérise les formes *Sophiae* et *Aemilii* décrites en 1897 par le chanoine Favre, de Martigny-Bâtiaz où elles sont particulièrement abondantes. Elles correspondent respectivement à *ephialtes* et *medusa;* ce sont *ephialtes-bipunctata* et *medusa-bipunctata* d'après la terminologie de Vorbrodt (1914).

Le deuxième groupe comprend quatre formes identiques aux précédentes, mais chez lesquelles le pigment rouge est remplacé par un pigment jaune. Ce sont *coronillae* Esp. (1783), *trigonellae* Esp. (1783), *flavobipunctata* Favre (1902) = *Bahri* Hirschke (1905) et *Wutzdorffi* Hirschke (1905) dont les rapports avec les précédentes formes sont précisés dans le tableau.

Chez les formes peucédanoïdes, le pigment rouge ou jaune envahit toutes les taches de l'aile antérieure et la surface presque complète de l'aile postérieure, ne laissant subsister qu'une étroite bande marginale noire. On a décrit deux formes peucédanoïdes rouges typiques, l'une *peucedani* Esp. (1779) à six taches à l'aile antérieure, l'autre *athamanthae* Esp. (1789) à cinq taches et, parallèlement, deux formes jaunes *icterica* Led. (1852) et *aeacus* Esp. (1783). Elles constituent respectivement les troisième et quatrième groupes.

La variabilité du nombre des taches présente chez les *Zygaenidae* un remarquable parallélisme, mais une grande confusion règne dans la nomenclature des formes qui en résultent. Dans le but louable d'y apporter un peu de clarté, Vorbrodt (1914) a préconisé pour les aberrations de taches une terminologie uniforme qui, dans le cas qui nous intéresse, consiste à faire suivre le nom de l'espèce, ou celui de la tête de ligne d'un groupe subspécifique, des termes *sexmaculata* ou *quinquemaculata*, *unipunctata* ou *bipunctata* suivant que l'aile antérieure présente six ou cinq taches, l'aile postérieure un ou deux points.

Ainsi:

F. *medusa* Pall. = f. *ephialtes quinquemaculata-unipunctata* Vorbrodt.

F. *Sophiae* Favre = f. *ephialtes sexmaculata-bipunctata* Vorbrodt.

F. *athamanthae* Esp. = f. *peucedani quinquemaculata* Vorbrodt, etc.

J'aurai recours à cette nomenclature dans l'exposé des résultats de croisements entre des formes différant par le nombre des taches.

En résumé, les quatre groupes, nettement séparés, que constituent les 12 formes principales décrites se distinguent par deux couples de caractères, à savoir :

1. Pigment coloré (rouge ou jaune) étendu : *peucedani*, *athamanthae*, *icterica*, *aeacus*.
   Pigment coloré (rouge ou jaune) réduit : *ephialtes*, *medusa*, *Sophiae*, *Aemilii*, *coronillae*, *trigonellae*, *flavobipunctata*, *Wutzdorffi*.
2. Pigment coloré rouge : *peucedani*, *athamanthae*, *ephialtes*, *medusa*, *Sophiae*, *Aemilii*.
   Pigment coloré jaune : *icterica*, *aeacus*, *coronillae*, *trigonellae*, *flavobipunctata*, *Wutzdorffi*.

Au sein de chacun de ces groupes, la variabilité phénotypique est très grande. En ce qui concerne les taches des ailes, on observe tous les termes de passage entre les formes *sexmaculata* à sixième tache très développée et les formes *quinquemaculata* d'une part, entre les formes *uni-* et *bipunctata* d'autre part. Dans ce dernier cas, le deuxième point de l'aile postérieure, presque de mêmes dimensions que le premier chez les formes *bipunctata* extrêmes, régresse peu à peu, puis disparaît d'abord de la face supérieure, tout en continuant de subsister, réduit à quelques écailles blanches, à la face inférieure. C'est ainsi que je possède, dans ma collection, plusieurs individus éphialtoïdes rouges présentant un seul point à la face supérieure de l'aile postérieure et deux points à la face inférieure, formes que l'on peut être embarrassé de rattacher à l'une ou l'autre catégorie.

Le premier point de l'aile postérieure varie aussi dans ses dimensions et la figure 42 de la planche 1 représente une f. *medusa* ♂ chez laquelle il est très réduit. Il peut occasionnellement disparaître et KOCH (1938) a décrit de Grèce, sous le nom de ab. *immaculata*, des éphialtoïdes rouges dont l'aile postérieure est entièrement noire.

Chez les formes éphialtoïdes, l'intensité de la pigmentation rouge est également très variable sur l'aile antérieure. Les pigments rouge ou jaune sont, ou bien localisés exclusivement sur les deux taches basilaires, les autres présentant alors une coloration d'un blanc pur,

ou bien ils envahissent un nombre variable d'écailles des taches 3-6. Chez les formes rouges, ces dernières prennent alors une teinte rosée, parfois même d'un rouge assez prononcé (pl. 1, fig. 3), mais l'aile postérieure reste tout entière noire, marquant ainsi le caractère éphialtoïde de ces aberrations.

Oberthür (1910) établit une distinction entre les formes éphialtoïdes du premier groupe selon que les taches 3-6 sont plus ou moins envahies de pigment rouge et propose de réserver le nom d'*ephialtes* aux formes chez lesquelles ces taches sont fortement rouges, conformément à la description de Linné (1767). Il désigne alors sous le nom d'ab. *Esperi* les formes dont les taches 3-6 sont d'un blanc pur et qui correspondent à la description d'*ephialtes* que donne Esper, sous le nom d'ab. *Scheveni*, celles qui établissent la transition entre les deux précédentes. De même l'ab. *falcatae* Oberth. est une f. *medusa* dont les taches 3-5 sont plus ou moins pupillées de rouge.

Ces subtiles subdivisions entre lesquelles il n'est pas possible de tracer de limite, en raison de leur caractère continu, ont été abandonnées et l'on doit considérer *Esperi* Oberth. et *Scheveni* Oberth. comme synonymes d'*ephialtes* L., et *falcatae* Oberth. comme synonyme de *medusa* Pall.

Chez les formes peucédanoïdes, la variabilité dans l'intensité de la pigmentation est plus grande encore que chez les précédentes et conduit aux formes intermédiaires que je décris ci-après.

b) *Les formes intermédiaires.*

Au sein de populations très mélangées (Bohême, Autriche, Podolie, Bukovine, etc.), dans les zones de contact de deux groupes de formes, plus rarement dans des populations peucédanoïdes homogènes, on observe en plus ou moins grand nombre des formes présentant des caractères de transition entre les types peucédanoïde et éphialtoïde d'une part, rouge et jaune d'autre part.

Les formes intermédiaires entre les deux premiers types susnommés qui ont été décrites et cataloguées sont *Günneri* Hirschke (1905), et *Metzgeri* Hirschke (1903) pour les rouges, *nigroicterica* Holik (1919) et *nigroaeacus* Bgff. (1921) pour les jaunes. Leurs rapports avec les formes principales sont précisés dans le tableau suivant emprunté à Burgeff (1921 *b*):

F. sexmaculata	F. quinquemaculata	
peucedani **Günneri** *ephialtes*	*athamanthae* **Metzgeri** *medusa*	F. typiques F. intermédiaires F. typiques
icterica **nigroicterica** *coronillae*	*aecus* **nigroaeacus** *trigonellae*	F. typiques F. intermédiaires F. typiques

Chez ces quatre formes, les taches 4-6 de l'aile antérieure, plus ou moins fortement mêlées d'écailles blanches, apparaissent nettement plus claires que chez le type peucédanoïde correspondant ; en même temps, le pigment coloré, qui a régressé vers la base de l'aile postérieure, ne l'a recouvre plus qu'à moitié et laisse réapparaître sur fond noir le point caractéristique des formes éphialtoïdes. Cette réapparition est due au fait que le pigment noir qui, à partir de la bordure de l'aile, se substitue progressivement aux pigments rouge ou jaune dans les écailles de cette dernière, ne se dépose jamais dans celles qui occupent l'emplacement du point. Dans ce cas, ce dernier apparaît rouge ou jaune — avec parfois quelques écailles blanches — sur un fond formé d'un mélange d'écailles noires et d'écailles rouges ou jaunes. Ce fait nous montre que la petite tache de l'aile postérieure des formes *ephialtes*, *medusa*, *coronillae* et *trigonellae* existe encore virtuellement, simplement masquée par le pigment coloré, chez les formes peucédanoïdes typiques correspondantes; elle s'observe d'ailleurs assez nettement par transparence sous la forme d'une zone plus claire, résultant d'une moindre densité des écailles colorées.

Entre les formes intermédiaires précitées, figurées par SEITZ (Suppl. Bd. II, pl. IV) et les formes peucédanoïdes typiques, on observe tous les termes de passage, caractérisés par un envahissement plus ou moins grand de la bordure de l'aile postérieure par des écailles noires d'une part, des taches 4-6 de l'aile antérieure par des écailles blanches d'autre part. De même, on a capturé dans la nature, à vrai dire en très petit nombre, des formes qui établissent la transition entre les formes intermédiaires et les éphialtoïdes typiques. Pour ces intermédiaires de second degré, SPULER (1910) a proposé une nomenclature particulière consistant à faire suivre le nom de la forme typique correspondante du terme *intermedia*. Par exemple, *peucedani-intermedia* et *ephialtes-intermedia* sont des

formes de transition reliant respectivement *peucedani* à *Günneri* et *Günneri* à *ephialtes.*

On peut discuter de l'utilité de multiplier ainsi les désignations sub-spécifiques; il n'en reste pas moins que cette nomenclature présente un intérêt évident lorsqu'il est nécessaire de préciser les caractères phénotypiques des individus auxquels on a affaire. J'aurai l'occasion d'y recourir dans l'exposé des résultats expérimentaux.

D'un type à l'autre s'échelonnent ainsi une série de formes de passage — exemple: *Peucedani*, *peucedani-intermedia*, *Günneri*, *ephialtes-intermedia*, *ephialtes* — qui présentent cependant cette particularité d'être de plus en plus rares dans la nature au fur et à mesure que s'accentue la réduction du pigment coloré sur l'aile postérieure. La très grande majorité d'entre elles se rattache nettement au type peucédanoïde — *peucedani* et *athamanthae-intermedia* resp. *icterica* et *aeacus-intermedia.* Les formes *Günneri*, *Metzgeri*, *nigroicterica* et *nigroaeacus* sont déjà assez rares et celles de l'échelon suivant de grandes raretés. Holik (1939) en a observé quelques individus du type rouge dans une population de Podolie polonaise et les a décrits sous les noms de f. *nigro-peucedani* et *nigro-athamanthae.* Ce sont presque des *ephialtes* ou *medusa* qui n'ont conservé du type peucédanoïde que quelques écailles rouges à la base de l'aile postérieure. Si l'existence de telles formes constitue le dernier chaînon reliant les types peucédanoïde et éphialtoïde, il n'en reste pas moins que, en tenant compte des données numériques, cette variabilité présente une indiscutable discontinuité.

Parallèlement à cette variabilité dans l'extension du pigment rouge ou jaune, la nature de ce dernier peut être sujette à modification et l'on a décrit quatre formes intermédiaires caractérisées par un pigment orange, à savoir: *Prinzi* Hirschke (1905), *aurantiaca* Hirschke (1903), *pseudocoronillae* Holik (1919) et *pseudotrigonella* Burgeff. (1921). Leurs rapports avec les formes rouges et jaunes typiques sont précisés ci-après:

F. sexmaculata	F. quinquemaculata	
peucedani	*athamanthae*	F. peucédanoïdes rouges
Prinzi	**aurantiaca**	F. » oranges
icterica	*aeacus*	F. » jaunes
ephialtes	*medusa*	F. éphialtoïdes rouges
pseudocoronillae	**pseudotrigonellae**	F. » oranges
coronillae	*trigonellae*	F. » jaunes

D'une façon générale, les formes intermédiaires nettement oranges *(aurantiaca, Prinzi)* sont très rares (HOLIK, BURGEFF) et n'ont été signalées que de quelques stations à population mélangée, tandis que les formes rouges avec une nuance orange sont plus fréquentes. BURGEFF (1921*b*) remarque d'autre part qu'il n'a observé la coloration orange que chez des individus faibles. Nous reviendrons sur ces faits lorsque nous discuterons les résultats de nos croisements.

c) *Les formes ou aberrations secondaires.*

Je groupe dans cette troisième catégorie un certain nombre d'aberrations sporadiques et qui peuvent affecter l'une ou l'autre des formes principales. A une exception près, nous ne savons rien de leur déterminisme, mais il est probable que la plupart d'entre elles sont de banales somations. Les principales de ces aberrations sont:

1. ab. *Wüllschlegeli* Oberthr. (1909/10). Forme éphialtoïde mélanique, très aberrante, dont les ailes sont entièrement noires à l'exception de deux petites taches (3 et 4) sur l'aile antérieure. Décrite d'après un seul individu de Martigny (Valais), elle n'a jamais été observée depuis lors.

2. ab. *Herrich-Schäfferi* Burgeff (1914). Forme éphialtoïde présentant, immédiatement au-dessous du point apical de l'aile postérieure, un deuxième point homologue de la sixième tache de l'aile antérieure, le premier point correspondant à la cinquième tache. Le type de BURGEFF est de Martigny. Plusieurs individus de cette aberration sont éclos dans mes élevages.

3. ab. *atritella* Hirschke (1910). Forme *trigonellae* sans troisième tache sur l'aile antérieure; un seul individu de Herkulesbad (Roumanie).

4. ab. *immaculata* Koch (1938). Forme dépourvue de taches blanches sur l'aile postérieure, décrite de Grèce (ssp. *Chalkidikae).*

5. ab. *tricingulata* Holik (1926). Forme dont l'anneau abdominal rouge s'étend sur trois segments. Décrite de Bohême.

6. ab. *Maureri* Dziurzynski (1913) = *acingulata* Franke (1920). Aberration caractérisée par la disparition de l'anneau coloré de l'abdomen. Très rare. D'après HOLIK (1929), observée en Bohême chez *ephialtes* (1 ind.), *peucedani* et *icterica.*

7. ab. *diffusa* Burgeff (1914). Forme éphialtoïde ou peucédanoïde dont les taches des ailes sont diffuses, parfois réunies. D'après Burgeff, c'est une aberration (somation) de température; un bel exemplaire, peucédanoïde rouge, capturé à Saint-Sulpice (Vaud), est reproduit sur la planche 1, figure 45.

8. ab. *extrema* Reiss (1927). Forme peucédanoïde avec rouge plus clair que chez le type et dont le fond noir de l'aile antérieure, dans le voisinage des taches, ainsi que l'abdomen, sont fortement saupoudrés de rouge. Type de Magdebourg.

9. ab. *rubricauda* Burgeff (1914). Forme avec les valves rouges. Un seul exemplaire *peucedani* de Saratov.

10. ab. *ephialtoides* Reiss (1922). Reiss désigne sous ce nom les formes éphialtoïdes rouges *(ephialtes)* qui apparaissent sporadiquement au sein des populations peucédanoïdes rouges de l'Allemagne du Nord (ssp. *borealis* Bgff.). Cette désignation n'a aucun sens, car, ainsi que nous le verrons, de telles formes sont génétiquement et phénotypiquement semblables aux formes éphialtoïdes rouges d'autres régions.

* * *

En résumé, l'espèce polymorphe *Zygaena ephialtes* L. se subdivise en quatre grands groupes de formes dont les deux paires de caractères distinctifs fondamentaux accusent une variabilité nettement discontinue et sont beaucoup plus marqués que ceux qui séparent certaines bonnes espèces du même genre. Aussi n'est-il pas surprenant que les anciens auteurs tels Esper, Hübner, Fabricius, Fuessly, aient considéré les formes alors décrites comme des espèces différentes. Ochsenheimer (1808), le premier, reconnut l'étroite parenté des formes peucédanoïdes d'une part, éphialtoïdes d'autre part et distingua:

1° *Zygaena ephialtes* et ses var. *medusa*, *coronillae* et *trigonellae* de

2° *Zygaena peucedani* et ses var. *athamanthae*, *icterica* et *aeacus*.

C'est en 1844 seulement que Zeller constata que les deux précédentes espèces n'en formaient en réalité qu'une, qui, en raison des lois de priorité, devait porter le nom de la première.

Ce point de vue, actuellement indiscutable, ne fut pas admis sans difficulté et, en 1921, SCHAWERDA émettait encore des doutes sur la parenté raciale de *Z. ephialtes* et de sa var. *peucedani* [1].

Toutefois, indépendamment des données expérimentales récentes, qui ont mis en évidence l'interfécondité complète des diverses formes, quelques faits d'observation, que HOLIK (1922) relève avec pertinence dans une courte note réfutant les arguments de SCHAWERDA, plaident en faveur de leur appartenance à une seule espèce. Du point de vue morphologique, ce sont, d'abord, la parfaite similitude des chenilles et des cocons, ainsi que celles des armatures génitales des mâles et des femelles; du point de vue biogéographique, c'est le fait que, dans le nord de l'aire de répartition (Allemagne du Nord), les f. *ephialtes* et *medusa* apparaissent comme de grandes raretés au sein de populations peucédanoïdes rouges, tandis que dans le sud, notamment en Valais, les f. *peucedani* et *athamanthae* sont rarissimes au milieu des éphialtoïdes rouges. Or, lorsque deux espèces de Zygènes volent dans une même région, elles sont toutes deux représentées par un grand nombre d'individus.

La variabilité d'un second degré, qui, au sein de chaque groupe, contribue à la différenciation des formes *sex-* et *quinquemaculata*, *uni-* et *bipunctata* est, à l'inverse de la précédente, une variabilité continue.

Pour donner une idée complète du polymorphisme de *Zygaena ephialtes*, il conviendrait encore d'insister sur le fait que les diverses formes, inégalement réparties dans l'aire générale de l'espèce, présentent une certaine variabilité géographique qui porte sur la taille des individus, la grandeur des taches, l'intensité de la pigmentation rouge ou jaune, ainsi que sur la fréquence des formes composant les populations mélangées. Ces caractères ont été utilisés pour subdiviser l'espèce en un certain nombre de races géographiques dont nous reparlerons après l'exposé des résultats expérimentaux.

---

[1] A ce propos, il est savoureux de lire avec quelle véhémente indignation F. DE ROUGEMONT, dans son Catalogue des Lépidoptères neuchâtelois (1904), « proteste énergiquement contre l'opinion de ceux qui ne voient dans *Z. peucedani* qu'une nouvelle variété de *Z. ephialtes* ». « Autant il est évident, continue-t-il, que *Z. falcatae*, *trigonellae* et *coronillae* sont des variétés du type *ephialtes*, autant il est inadmissible que *Z. peucedani* en soit une aussi. »

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHES PERSONNELLES.

1. Historique, but et limite des recherches.

Comme je l'ai déjà indiqué, les *Zygaenidae* ont été, jusqu'à maintenant, et malgré tout l'intérêt qu'ils présentent, très peu étudiés au point de vue génétique. La seule publication antérieure à mes recherches, et qui mérite d'être signalée ici, est une courte note de Burgeff, « Polymorphismus und Erblichkeit bei *Zygaena ephialtes* L. » publiée en 1921 et dans laquelle l'auteur expose les résultats de croisements effectués entre diverses formes (variétés) de cette intéressante espèce, de 1910 à 1915, époque à laquelle ses recherches durent être interrompues à la suite de la guerre.

Les croisements réalisés et les résultats obtenus furent les suivants:

Première génération:

Elevage nº 12. F. éphialtoïde jaune (*trigonellae* de Bolzano) × f. éphialtoïde jaune (*trigonellae* de Bolzano) (VII.1911).

Résultat: 8 f. éphialtoïdes jaunes *(trigonellae)*.

Elevage nº 9. F. éphialtoïde jaune (*trigonellae*, e. l. de Bolzano) × f. peucédanoïde rouge (*peucedani*, e. l. de Magdebourg) (VII.1911).

Résultat: 6 éphialtoïdes rouges,
7 peucédanoïdes rouges,
1 éphialtoïde jaune (douteux !).

Elevage nº 22. F. éphialtoïde jaune (*coronillae*, e. l. de Fishamend) × f. peucédanoïde rouge (*peucedani*, e. l. Magdebourg) (1912).

Résultat: 20 éphialtoïdes rouges,
25 peucédanoïdes rouges.

Seconde génération (F 2):

Elevage nº 51. (F. éphialtoïde rouge F_1, élevage nº 22)^2.
Résultat: 14 éphialtoïdes rouges,
3 éphialtoïdes jaunes.

Elevage nº 55. (F. éphialtoïde rouge F_1, élevage nº 22)^2.
Résultat: 3 éphialtoïdes rouges,
1 éphialtoïde jaune.

Elevage nº 54. (F. peucédanoïde rouge F_1, élevage nº 22)^2.
Résultat: 1 peucédanoïde rouge.

De ces données bien fragmentaires, Burgeff conclut que les caractères distinctifs fondamentaux sont conditionnés par deux couples de gènes allélomorphes, le facteur Rouge (RR) dominant le facteur Jaune (rr), le facteur Peucédanoïde (PP) dominant le facteur Ephialtoïde (pp).

Si le premier fait de dominance ressort clairement des résultats exposés ci-dessus, la preuve du second est moins démonstrative, l'auteur ayant utilisé pour ses croisements de première génération un matériel génétiquement hétérogène (peucédanoïdes rouges des élevages 9 et 22). D'autre part, l'insuffisance numérique des résultats de la F_2 et surtout l'absence de croisements de retour ne permettaient pas de préciser le mécanisme de la transmission des caractères envisagés et, de l'aveu même de l'auteur, ses conclusions conservaient une part d'hypothèse. « So bleibt die Sache in einigem hypothetisch » (p. 8).

Cette étude demandait à être reprise avec un matériel plus abondant, et c'est la tâche à laquelle je me suis attaché dès 1931. De 1931-1938, j'ai réalisé plus de 80 croisements, à partir d'un matériel génétiquement homogène pour les caractères étudiés et 4.800 papillons environ forment la base de ce travail. Ils sont déposés en partie au Musée zoologique de Lausanne, en partie dans ma collection.

Etant donné la complexité du problème et la lenteur du développement de l'insecte, il ne pouvait être question, pour moi, de poursuivre l'analyse génétique de la variabilité de *Z. ephialtes* dans son ensemble. Des limites s'imposaient, et le but de ce travail a consisté essentiellement à analyser par les croisements les caractères distinctifs principaux, coloration rouge et jaune d'une part, types peucédanoïde et éphialtoïde d'autre part.

Toutefois, les croisements réalisés dans ce but m'ont permis de recueillir quelques indications précieuses sur la nature de la variabilité qui, au sein de chaque groupe, porte sur le nombre des taches des ailes antérieures et postérieures, des caractères *quinque-* et *sexmaculata*, *uni-* et *bipunctata*. Il m'a paru intéressant de consacrer un paragraphe à l'exposé de ces résultats préliminaires et d'attirer ainsi l'attention sur quelques particularités de cette variabilité, propres à orienter des recherches futures.

Parallèlement à l'exposé des résultats génétiques, j'ai d'autre part cherché à brosser, à la lumière de ces données et à l'aide d'indications biogéographiques éparses dans de nombreuses publications ou qui m'ont été communiquées par des spécialistes complaisants, une esquisse générale de la répartition géographique des quatre groupes de l'espèce en Europe.

2. Matériel et technique.

a) *Origine du matériel.*

Les papillons utilisés dans nos divers croisements sont les descendants, élevés en insectarium, de femelles capturées dans la nature, en 1930 pour les formes rouges, en 1932 et 1933 pour les formes éphialtoïdes jaunes.

Les formes peucédanoïdes rouges (♀♀ des élevages n°s 1 et 14) proviennent d'une petite station située au pied de la chaîne du Jura vaudois, non loin du village de Cheserex sur Nyon, où elles forment, comme dans toutes les localités jurassiennes, une population monomorphe. Leur descendance (voir p. 33) et celle de croisements entre formes de cette origine ne m'ont donné, durant deux générations, que des f. peucédanoïdes rouges.

Les formes souches éphialtoïdes rouges (♀♀ des élevages n°s 3, 4, 5, 7) furent capturées à Martigny (Valais), autour des ruines de la Bâtiaz où *Z. ephialtes* forme une population mélangée (var. *valesiaca* Bgff.). Les formes éphialtoïdes rouges en constituent cependant la très grande majorité (plus de 95%) et dans mes élevages, ainsi que dans tous les croisements ultérieurs, les individus capturés se sont révélés purs pour le caractère envisagé.

Enfin les formes éphialtoïdes jaunes *(coronillae, trigonellae)* m'ont été envoyées, soit à l'état d'œufs, soit à l'état de cocons, par

Mr. Carl Bayer, de Fischamend près Vienne, à qui je tiens à exprimer ici ma très vive gratitude. Cette localité, située à l'est de Vienne (Autriche), est une station où ne volent que des éphialtoïdes jaunes, fait assez exceptionnel en Basse-Autriche, où coexistent tous les représentants de l'espèce.

b) *Technique d'élevage.*

L'élevage de *Zygaena ephialtes* ne présente en soi aucune difficulté. Il me paraît cependant utile, à l'intention des spécialistes ou amateurs qui désireraient s'intéresser à cette espèce, de donner ici quelques précisions sur la technique employée.

Zygaena ephialtes, comme d'ailleurs la plupart des espèces du genre, s'accouple facilement en captivité, à condition que les papillons disposent d'un espace suffisant et que le temps soit chaud et ensoleillé.

Sitôt après leur éclosion, qui a régulièrement lieu le matin de 8 à 11 heures, les papillons destinés aux croisements étaient isolés, puis chaque femelle enfermée avec 3-5 mâles d'un même élevage dans une cage d'assez grandes dimensions (25 × 30 × 60 cm.) munie de trois parois en mousseline, la quatrième étant fermée par une plaque de verre mobile. Un bouquet de scabieuses en fleurs assurait la nutrition des papillons.

Lorsque les conditions écologiques sont favorables, l'accouplement a généralement lieu dans le courant de l'après-midi du jour d'éclosion. Dès le début de l'accouplement, mâle et femelle étaient isolés dans un bocal en verre (bocal à confiture de ½ litre environ) que je fermais avec de la mousseline après y avoir introduit un rameau feuillé de *Coronilla varia* ou *C. emerus*. Une étiquette mentionnait l'état civil des deux individus et le numéro d'ordre de l'élevage. Dans de telles conditions les œufs sont déposés soit sur les feuilles, soit sur la mousseline, soit encore sur les parois de verre du bocal, et leur durée d'incubation est d'environ 10-15 jours. Au fur et à mesure de l'éclosion des petites chenilles, je transportais ces dernières, à l'aide d'un pinceau, sur des feuilles fraîches de *Coronilla*, dans une cage d'élevage du modèle de Culot (1916). Comme plante nourricière, j'ai choisi *Coronilla emerus* de préférence à *C. varia*, parce que plus facile à manipuler et à obtenir en quantité suffisante au printemps. Je l'ai d'ailleurs cultivée, ce qui ne demande pas de soins spéciaux.

Pour maintenir le feuillage turgescent dans les cages d'élevage, j'ai régulièrement fait tremper l'extrémité inférieure des rameaux dans de l'eau. Cette façon de procéder, contre laquelle j'avais été mis en garde, ne présente aucun danger et durant huit années consécutives, au cours desquelles j'ai élevé plusieurs milliers de chenilles, je n'ai constaté aucune mortalité anormale imputable à l'alimentation. L'essentiel est de changer la nourriture assez régulièrement, tous les 2-3 jours.

Durant les longues périodes de diapause qui interrompent leur activité, d'août à avril de la première année de développement, ou, si elles évoluent en deux ans et plus, de mai à avril des années suivantes, les chenilles étaient maintenues dans les mêmes cages d'élevage, sur le fond desquelles je déposais une couche de mousse et de feuilles sèches. Les chenilles hibernantes se fixaient à la face inférieure des feuilles, ou sur le fond de la cage et le tout était humecté à intervalles réguliers une fois par mois en hiver, un peu plus souvent en été. Durant toute la période d'estivation et d'hibernation, les élevages étaient maintenus à la température extérieure, en insectarium.

Les chenilles parvenues au terme de leur croissance furent généralement conservées dans les mêmes cages d'élevage pour la nymphose et tissèrent leur cocon soit sur les rameaux de Coronille, soit à même les parois. Dès le début des éclosions, les papillons étaient anesthésiés chaque jour, étiquettés et étalés, à l'exception des individus utilisés pour les croisements.

3. Biologie et cycle évolutif.

L'évolution de *Zygaena ephialtes* se complique de phénomènes de diapause et le développement complet de l'insecte — extrêmement irrégulier — s'effectue en 1, 2, 3, parfois même 4 ans, conditions évidemment peu favorables aux recherches génétiques.

Ces diapauses affectent les larves à divers stades de développement, la première se manifestant toujours après la troisième mue, les autres après la deuxième ou troisième mue qui suit le réveil printanier.

Les papillons volent en juillet et au début d'août. Ils apparaissent généralement au début de ce premier mois, plus ou moins tôt suivant les conditions climatiques de l'année.

Sitôt après l'accouplement, la femelle commence à pondre et dépose ses œufs à la face inférieure des feuilles de la plante nourricière. Cette ponte est échelonnée et le nombre total des œufs pondus a oscillé, dans mes élevages, de 108 à 335. Contrairement à ce qu'affirme BURGEFF (1921*a*), plusieurs copulations ne paraissent pas nécessaires à la fécondation de la totalité des œufs, car, dans la grande majorité de mes élevages, dont les femelles n'ont été accouplées qu'une fois, les œufs se sont tous normalement développés. Je n'ai observé qu'à 2-3 reprises des pontes partiellement ou totalement stériles, en particulier dans des croisements entre f. *Sophiae.*

La durée d'incubation des œufs, variable en fonction de la température, oscille, dans la nature, de 8-14 jours. Les chenilles apparaissent donc dès la seconde quinzaine de juillet et en août. Elles se nourrissent aussitôt des feuilles de la plante-hôte — *Coronilla varia* ou *Coronilla emerus* [1] — subissent une première mue au bout de 8-10 jours, puis une seconde 8-10 jours plus tard. A la fin du stade III — elles ont atteint 4-5^{mm} de long — elles perdent leur coloration vert jaunâtre, s'immobilisent, acquièrent une teinte brun clair, deviennent plus ou moins translucides et la troisième mue marque le début de la diapause hivernale.

Cette dernière prend fin au commencement d'avril, avec la quatrième mue, et, dès lors, les chenilles qui se développeront en un an subiront une cinquième mue, puis une sixième et seront adultes à la fin du stade VII [2]. Elles tisseront aussitôt leur cocon,

---

[1] Les ouvrages de Lépidotérologie ont propagé de grossières erreurs concernant la plante nourricière de *Z. ephialtes* L. D'après BURGEFF (1912), qui a fait de nombreuses observations sur ce point, la chenille des formes peucédanoïdes rouges ne vit que sur *Coronilla varia* en Allemagne et en Autriche; celle des formes éphialtoïdes jaunes, à la fois sur *Coronilla varia* et *C. emerus* dans le Haut-Adige. En Valais, FAVRE (1899) signale que les chenilles de cette espèce — il s'agit surtout des formes éphialtoïdes rouges et jaunes — ne se rencontrent que sur *C. varia.*

Ces deux espèces de Coronilles sont donc les plantes-hôtes principales de *Z. ephialtes* et les indications bibliographiques concernant *Trifolium pratense*, *Peucedanum officinale*, *Thymus Serpyllum*, *Medicago falcata*, *Lotus corniculatus*, *Hippocrepis comosa*, etc. doivent être considérées comme inexactes. Dans une publication récente, HOLIK (1939) signale toutefois que des chenilles de *Z. ephialtes* ont été observées en grand nombre sur *Vicia craca* L., aux environs de Kiwerce, en Volhynie (Pologne). Cette légumineuse n'avait jamais été citée comme plante-hôte de l'espèce.

[2] D'après BURGEFF (1921 *a*), les chenilles évoluant en un an présenteraient 7 mues, donc 8 stades larvaires. J'ai observé ce cas en 1936 dans mes élevages, mais seuls quelques individus ont évolué de la sorte.

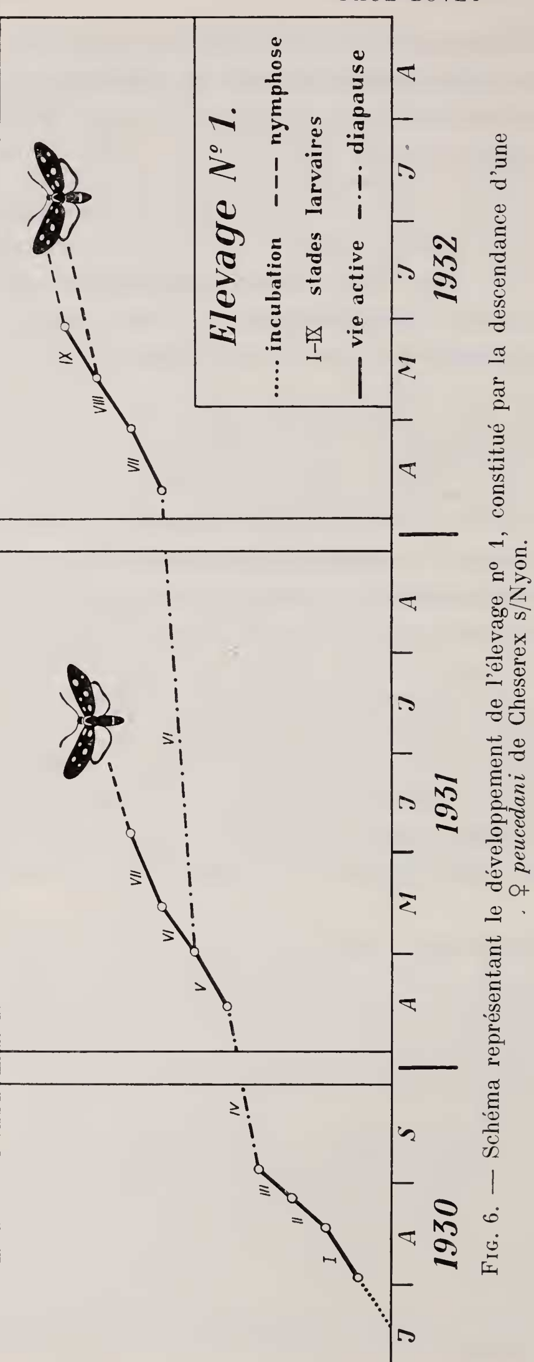


Fig. 6. — Schéma représentant le développement de l'élevage nº 1, constitué par la descendance d'une ♀ *peucedani* de Cheserex s/Nyon.

se nymphoseront et le papillon apparaîtra 20-25 jours plus tard. Le cycle annuel est donc caractérisé par sept stades larvaires (exceptionnellement huit), le quatrième étant tout entier un stade de diapause.

Les chenilles ne terminant pas leur évolution la première année entrent à nouveau en diapause après une courte période d'activité, soit, cas le plus fréquent, au début du stade VI (immédiatement après la cinquième mue), soit au début du stade VII. Elles passeront dans cet état, et sans prendre aucune nourriture, tout l'été, l'automne et le second hiver. Au printemps, la reprise d'activité débute par la sixième ou septième mue et, dès lors, les chenilles se scinderont à nouveau en deux groupes. Celles qui deviendront papillons en juillet parviendront au dernier stade après

la deuxième ou troisième mue de l'année, tandis que les autres entreront une troisième fois en diapause immédiatement après la deuxième mue de l'année, soit au début des stades VIII ou IX. Comme la saison précédente, elles passeront sous cette forme l'été, l'automne et le troisième hiver, pour achever leur évolution au printemps suivant, après avoir subi à nouveau deux ou trois mues. Quelques individus pourront même présenter une quatrième diapause, après la deuxième mue de la troisième année et hiverner une quatrième fois.

Ces divers cycles de développement ne caractérisent pas chacun des lignées ou des populations déterminées, mais se manifestent au contraire au sein d'un même élevage, les chenilles issues d'une femelle déterminée comprenant à la fois des individus à évolution annuelle, bisannuelle, trisannuelle et même quadriennale. Dans mes élevages, les chenilles des formes peucédanoïdes et éphialtoïdes rouges, issues de papillons de nos régions (pied du Jura, Valais) et celles de leurs hybrides, ont évolué en un ou deux ans, exceptionnellement trois, avec prédominance tantôt du cycle annuel, tantôt du cycle bisannuel. Par contre, les chenilles des formes éphialtoïdes jaunes issues d'œufs de Fischamend près Vienne, ont accusé dans les élevages 54 et 64, un développement moyen beaucoup plus lent. Moins de 1% ont évolué en un an, la majorité en deux et trois ans, quelques-unes en quatre ans. Il en fut de même des chenilles de l'hybride (♀ *coronillae* de Fischamend p. Vienne × ♂ *athamanthae* de Promenthoux (Vaud)) constituant l'élevage 63 (voir fig. 7).

Pour illustrer ces faits, je reproduis (fig. 6 et 7) sous une forme schématique le développement de deux de mes élevages. Ces schémas font bien ressortir les particularités ontogénétiques très spéciales de *Z. ephialtes* et d'une façon générale des *Zygaenidae*, car ces diapauses larvaires se manifestent à des degrés divers chez toutes les espèces de cette intéressante famille.

A chaque mue précédant la diapause, les chenilles subissent d'importantes modifications (voir Burgeff, 1921), acquièrent une « peau d'hiver » (Winterhaut) dans laquelle elles ne prennent aucune nourriture. De ce fait, le nombre des mues larvaires n'est pas constant comme chez la plupart des Lépidoptères, mais varie avec la durée du développement.

Ces diapauses, survenant à un moment où les conditions de

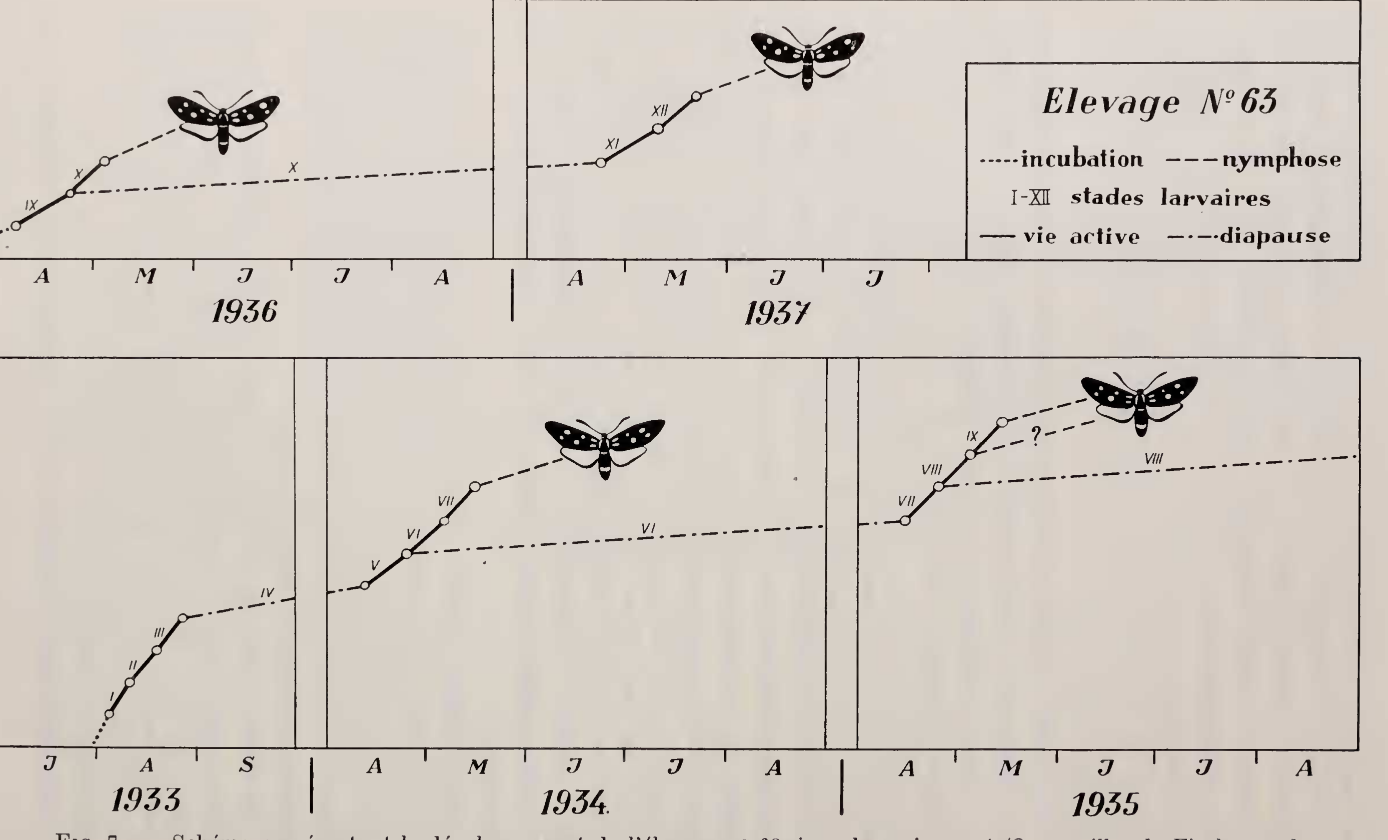


Fig. 7. — Schéma représentant le développement de l'élevage nº 63, issu du croisement (♀ *coronillae* de Fischamend près Vienne × ♂ *athamanthae* de Promenthoux près Nyon).

température sont toujours favorables à l'évolution des chenilles, sont-elles sous la dépendance étroite et exclusive des facteurs du milieu, ou bien des facteurs génétiques interviennent-ils ? L'absence complète de données expérimentales ne me permet pas de répondre à cette question; toutefois plusieurs faits d'observation, en particulier l'existence d'une deuxième génération annuelle chez certaines Zygènes méridionales (var. *stoechadis* et *Ochsenheimeri* de *Z. filipendulae* L.) semblent indiquer que ces diapauses n'ont pas un caractère obligatoire.

N'ayant effectué aucune expérience décisive à ce sujet, je me borne à signaler l'intérêt que présente *Zygaena ephialtes*, comme d'ailleurs d'autres espèces du genre, pour l'étude de ce phénomène de la diapause qui nous est encore si mal connu [1].

Parvenues à leur complet développement, les chenilles se métamorphosent dans un cocon blanc brillant, fusiforme, tissé sur les tiges des plantes. La durée de nymphose varie de 20-25 jours et l'éclosion des papillons a toujours lieu le matin, de 8 à 11 heures.

C'est un fait bien connu des spécialistes que certaines bonnes espèces de Zygènes manifestent encore entre elles une attirance sexuelle et il n'est pas rare d'observer en copula, dans la nature, des individus de deux espèces nettement distinctes. D'après Holik (1933), *Z. ephialtes* a été trouvée en copula avec les espèces suivantes:

♀ *Z. ephialtes* et var.	×	♂ *Z. filipendulae* L.
♂ F. *ephialtes*	×	♀ *Z. filipendulae* L.
♂ F. *coronillae* et *trigonellae*	×	♀ *Z. filipendulae* L.
♂ Id.	×	♀ *Z. transalpina* Esp.
♂ Id.	×	♀ *Z. cynarae* Esp.
♂ *F. peucedani*	×	♀ *Z. filipendulae* L.
♂ Id.	×	♀ *Z. meliloti* Esp.
♂ Id.	×	♀ *Z. transalpina* Esp.

L'accouplement hybride le plus fréquent est celui de ♀ *Z. ephialtes* et var. × ♂ *Z. filipendulae*, et Holik (1937) cite avoir observé, en Moravie, en 1936, plus de 20 de ces couples hétérogènes. La

[1] La découverte d'un moyen sûr de rompre cette diapause serait de nature à faciliter grandement l'étude génétique des *Zygaenidae*.

descendance de tels couples a été élevée et dans chaque cas a présenté des caractères maternels purs. Mais, bien qu'il se soit agi de femelles fraîchement écloses, aucune preuve n'a pu être fournie qu'elles n'avaient été préalablement fécondées par des mâles de leur propre espèce. Cette question intéressante mérite donc d'être reprise sur une base expérimentale car son étude est susceptible d'apporter une utile contribution au problème de l'espèce.

4. La formule chromosomiale de *Zygaena ephialtes* et de ses variétés.

Aucune étude n'ayant été publiée sur la formule chromosomiale des *Zygaenidae*, il m'a paru intéressant de préciser les conditions chromosomiques chez *Z. ephialtes.* A cet effet, des testicules appartenant à des formes éphialtoïdes rouges (élevage n° 10), peucédanoïdes rouges (élevage n° 14), éphialtoïdes jaunes (élevage n° 54), ainsi qu'à une forme hybride issue du croisement ♀ peucédanoïde rouge × ♂ éphialtoïde rouge (élevage n° 29) furent fixés au liquide de Carothers durant les derniers jours de la vie larvaire.

L'étude cytologique de ce matériel a fait l'objet d'une note préliminaire publiée en collaboration avec le Prof. Matthey (1938).

La structure de la gonade, avec ses quatre follicules disposés en éventail, ainsi que l'évolution générale des éléments germinaux sont en tous points conformes à l'excellente description qu'à faite A. Naville (1937) de la spermatogénèse chez *Bombyx mori.*

Les divisions goniales sont assez fréquentes, mais d'une analyse très difficile. Par contre, les auxocytes livrent, en grand nombre, des images d'une clarté parfaite. Il y a chez toutes les formes étudiées (fig. 8) 30 tétrades extrêmement condensées et dont les dimensions ne varient que très peu; l'une d'entre elles, pourtant, est en général reconnaissable à sa taille plus grande. Dans les spermatocytes de second ordre, on retrouve 30 dyades. Il est superflu d'ajouter, puisque toutes les observations concordent sur ce point, que les chromosomes sexuels ne sont pas identifiables.

Dans un travail paru en 1930, Belajeff a donné une liste des espèces de Lépidoptères cytologiquement étudiées et tiré, de son étude, la conclusion que le nombre fondamental de chromosomes était de 30 à l'état haploïde. Cette constatation lui a en outre permis de rattacher de façon étroite les Lépidoptères aux Trichoptères, ce

dernier groupe possédant le même nombre fondamental de 30 chromosomes. Cette induction est fort intéressante, puisque les morphologistes envisagent également une étroite parenté entre les deux ordres.

Plus récemment, Makino (1935) a publié une énumération des Lépidoptères dont la formule chromosomiale nous est connue. Cette liste confirme les résultats antérieurs de Belajeff, puisque, sur une centaine d'espèces étudiées, 77 possèdent de 28-31 chromosomes et pas moins de 20 le nombre haploïde 30.

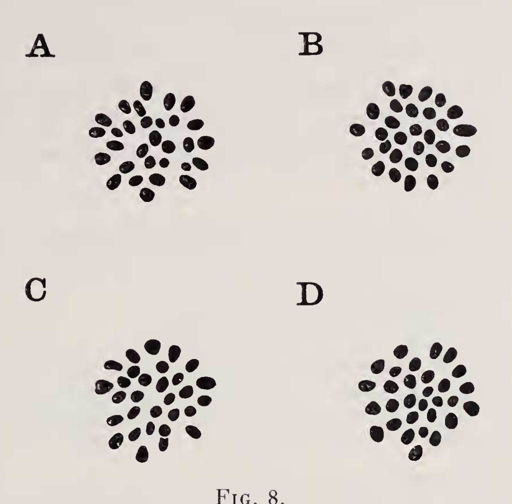


Fig. 8.
Chromosomes de *Zygaena ephialtes* L.
A) Forme peucédanoïde rouge.
B) Forme éphialtoïde rouge.
C) Forme éphialtoïde jaune.
D) Hybride (peucédanoïde rouge × éphialtoïde rouge).
Métaphases auxocytaires. Plaques équatoriales. Gr. 2.900 fois.

En ce qui concerne nos résultats, il est intéressant de noter que chez les *Zygaenidae*, famille que les systématiciens considèrent comme passablement primitive, nous retrouvons ce nombre haploïde fondamental N = 30, tel que Belajeff l'a établi il y a quelques années.

5. Le déterminisme des caractères distinctifs des quatre groupes de formes.

Ainsi que je l'ai précisé plus haut, je me suis attaché principalement, dans ce travail, à vérifier et à déterminer le mode de transmission héréditaire des caractères peucédanoïde et éphialtoïde d'une part, rouge et jaune d'autre part, dont Burgeff (1921*b*) a reconnu le déterminisme génétique.

Dans ce but, j'ai réalisé, de 1931 à 1936, trois séries de croisements, à savoir:

I. F. peucédanoïde rouge × F. éphialtoïde rouge.
II. F. éphialtoïde rouge × F. éphialtoïde jaune.
III. F. peucédanoïde rouge × F. éphialtoïde jaune.

Les individus utilisés pour ces croisements sont issus des élevages-souches mentionnés dans le tableau n° II et, dans chaque cas, j'ai exprimé les résultats des F_1, F_2 et des croisements de retour en nombre d'individus de chaque groupe, sans spécifier de quelles formes il s'agissait, les précisions recueillies sur le déterminisme du nombre des taches, caractère sur lequel se base la distinction des formes, faisant l'objet du paragraphe suivant.

A. *Croisements entre les formes peucédanoïde et éphialtoïde rouges.*

1. *Première génération* (F_1).

Du 30 juin au 8 juillet 1931, j'ai réalisé cinq croisements ♀ peucédanoïde rouge × ♂ éphialtoïde rouge et trois croisements réciproques ♀ éphialtoïde rouge × ♂ peucédanoïde rouge, à savoir:

El. n° 27:	♀ peucédanoïde	rouge	él. n°	1 × ♂	éphialtoïde	rouge	él. n°	5
» 28:	♀ »	»	»	1 × ♂	»	»	»	3
» 29:	♀ »	»	»	1 × ♂	»	»	»	3
» 30:	♀ »	»	»	1 × ♂	»	»	»	7
» 31:	♀ »	»	»	1 × ♂	»	»	»	4
» 32:	♀ éphialtoïde	rouge	él. n°	3 × ♂	peucédanoïde	rouge	él. n°	1
» 33:	♀ »	»	»	3 × ♂	»	»	»	1
» 34:	♀ »	»	»	5 × ♂	»		»	Cheserex[1]

Les chenilles issues de ces huit croisements ont évolué en un ou deux ans, et les résultats de la F_1, obtenus en 1932 et 1933, furent les suivants:

a) ♀ peucédanoïde rouge × ♂ éphialtoïde rouge.

Elevage n° 27:	33 ♂♂,	33 ♀♀	peucédanoïdes rouges
» 28:	43 ♂♂,	31 ♀♀	» »
» 29:	38 ♂♂,	42 ♀♀	» »
» 30:	16 ♂♂,	18 ♀♀	» »
» 31:	33 ♂♂,	27 ♀♀	» »
Total:	163 ♂♂,	151 ♀♀	peucédanoïdes rouges

[1] Individu capturé dans la nature, à Cheserex s/Nyon, le 6 juillet 1931.

b) ♀ éphialtoïde rouge × ♂ peucédanoïde rouge.

Elevage nº 32:	12 ♂♂,	12 ♀♀	peucédanoïdes	rouges
» 33:	28 ♂♂,	19 ♀♀	»	»
» 34:	31 ♂♂,	31 ♀♀	»	»
Total:	71 ♂♂,	62 ♀♀	peucédanoïdes	rouges

Tableau II.

Liste des élevages souches.

Elevage	Origine de l'élevage	Résultats	Dates de capture ou d'accouplement
1	♀ peucédanoïde rouge de Cheserex × ♂ inconnu	20 ♂♂, 12 ♀♀ peucédanoïdes rouges	16.VII.30
14	♀ peucédanoïde rouge él. nº 1 × ♂ peucédanoïde rouge él. nº 1	20 ♂♂, 10 ♀♀ id.	6.VII.31
3	♀ éphialtoïde rouge, Martigny × ♂ inconnu	48 ♂♂, 40 ♀♀ éphialtoïdes rouges	20.VII.30
4	♀ id.	29 ♂♂, 28 ♀♀ id.	id.
5	♀ id.	27 ♂♂, 21 ♀♀ id.	id.
7	♀ id.	24 ♂♂, 14 ♀♀ id.	id.
15	♀ éphialtoïde rouge él. nº 3 × ♂ éphialtoïde rouge él. nº 3	10 ♂♂, 9 ♀♀ id.	30.VI.31
22	♀ éphialtoïde rouge él. nº 4 × ♂ éphialtoïde rouge él. nº 4	44 ♂♂, 35 ♀♀ id.	4.VII.31
25	♀ éphialtoïde rouge él. nº 7 × ♂ éphialtoïde rouge él. nº 7	28 ♂♂, 21 ♀♀ id.	4.VII.31
55	♀ éphialtoïde rouge él. nº 15 × ♂ éphialtoïde rouge él. nº 43	89 ♂♂, 66 ♀♀ id.	4.VII.31
54	♀♀ éphialtoïdes jaunes, Fischamend près Vienne × ♂♂ inconnus	11 ♂♀ éphialtoïdes jaunes	15.VII.32
64	♀♀ id.	106 ♂♀ id.	1.VIII.33

2. *Seconde génération* (F_2).

En 1932 et 1933, ces hybrides F_1, présentant tous le caractère peucédanoïde qui se révèle donc dominant, furent croisés entre eux,

et les résultats des cinq croisements réalisés, obtenus en 1933, 1934 et 1935, sont résumés dans le tableau n° III.

TABLEAU III.

♀ peucédanoïde rouge hybride F_1 × ♂ peucédanoïde rouge hybride F_1.

Elevage n°	Origine de l'élevage	F. peucédanoïdes rouges		F. éphialtoïdes rouges	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
40	♀ hybride F_1 él. n° 28 × ♂ hybride F_1 él. n° 28	9	3	1	3
41	id.	10	7	4	2
42	♀ hybride F_1 él. n° 29 × ♂ hybride F_1 él. n° 29	8	5	1	0
43	id.	18	11	6	1
59	♀ hybride F_1 él. n° 33 × ♂ hybride F_1 él. n° 29	43	49	21	17
	Totaux	163		56	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	164,25		54,75	
	Déviation:	— 1,25		+ 1,25	
	$\frac{D}{m} = 0,19$				

Nous obtenons donc en F_2 la disjonction caractéristique du monohybridisme et la proportion 3: 1 est ici réalisée avec une remarquable approximation, ce qu'exprime le quotient $\frac{D}{m}$[1].

3. *Croisements de retour.*

Parallèlement à ces dernières expériences, j'ai effectué, en 1932, une série de croisements de retour de l'hybride peucédanoïde rouge F_1, avec les deux formes parentales; les tableaux IV, V et VI résument les résultats obtenus en 1933 et 1934.

---

[1] Suivant la valeur qu'il prend entre 0 et 3, le quotient $\frac{D}{m}$ exprime, dans les cas d'hérédité alternative, l'approximation avec laquelle les résultats empiriques se rapprochent des prévisions théoriques. Cette approximation est d'autant plus grande que la valeur du quotient est plus petite. La déviation D est la différence entre les nombres obtenus et calculés; m, l'erreur moyenne. Dans le cas ci-dessus, $D = \pm 1,25$; $m = \pm \sqrt{\frac{163 \times 56}{219}} = \pm 4,8$ et $\frac{D}{m} = 0,19$; en d'autres termes, la déviation est inférieure au $^1/_5$ de l'erreur moyenne.

Tableau IV.

♀ peucédanoïde rouge hybride F_1 × ♂ éphialtoïde rouge pur [1].

Elevage n°	Origine de l'élevage	F. peucédanoïdes rouges		F. éphialtoïdes rouges	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
44	♀ hybride F_1 él. n° 28 × ♂ éphialtoïde rouge él. n° 22	16	13	17	18
45	id.	23	13	19	18
47	♀ hybride F_1 él. n° 28 × ♂ éphialtoïde rouge él. n° 25	2	2	2	0
	Totaux:	69		74	
	Proportion calculée pour 1 : 1:	71,5		71,5	
	Déviation:	—2,5		+2,5	
	$\frac{D}{m} = 0,42$				

Tableau V.

♂ peucédanoïde rouge hybride F_1 × ♀ éphialtoïde rouge pure.

Elevage n°	Origine de l'élevage	F. peucédanoïdes rouges		F. éphialtoïdes rouges	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
48	♂ hybride F_1 él. n° 28 × ♀ éphialtoïde rouge él. n° 22	7	13	13	9
49	id.	14	9	20	9
	Totaux:	43		51	
	Proportion calculée pour 1 : 1:	47		47	
	Déviation:	— 4		+ 4	
	$\frac{D}{m} = 0,83$				

[1] A ce cas se rattache un croisement de contrôle effectué entre une ♀ peucédanoïde rouge hybride F_1 de l'élevage 27 et un ♂ éphialtoïde rouge apparu dans le même élevage, mais d'origine douteuse. Nous avons obtenu la descendance suivante:

Peucédanoïdes rouges 11 ♂♂, 13 ♀♀ = 24 (25,5)
Ephialtoïdes rouges 18 ♂♂, 9 ♀♀ = 27 (25,5).

Ces résultats démontrent que le ♂ en question est un éphialtoïde rouge pur, étranger à l'élevage n° 27.

Tableau VI.

♂ peucédanoïde rouge hybride F_1 × ♀ peucédanoïde rouge pure.

Elevage nº	Origine de l'élevage	F. peucédanoïdes rouges		F. éphialtoïdes rouges	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
52	♂ hybride F_1 él. nº 28 × ♀ peucédanoïde rouge él. nº 14	15	14	—	—
53	♂ hybride F_1 él. nº 29 × ♀ peucédanoïde rouge él. nº 14	14	12	—	—
	Total:	55			

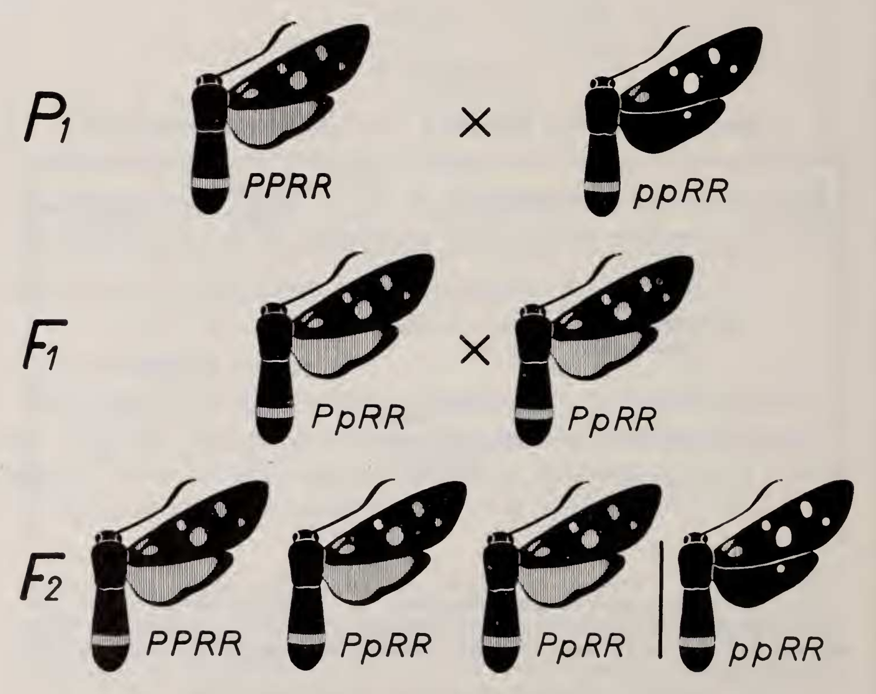


Fig. 9.

Schéma du croisement *F. peucédanoïde rouge* × *F. éphialtoïde rouge*. Première et seconde générations.

Dans les deux premières séries d'élevages (tab. IV et V), la descendance se compose donc des deux phénotypes en nombres sensiblement égaux et la proportion 1 : 1, qui caractérise le résultat du croisement d'un monohybride par le parent récessif, est obtenue dans chaque cas avec une approximation très satisfaisante, la déviation étant inférieure à l'erreur moyenne.

Enfin, les deux croisements de l'hybride F_1 avec le parent dominant (tab. VI) ont donné une descendance peucédanoïde rouge, phénotypiquement homogène, comme le laissaient prévoir

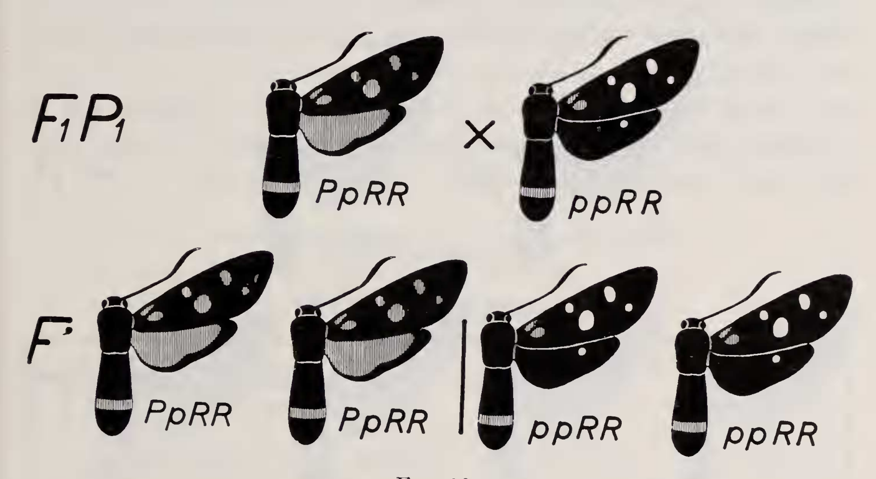


Fig. 10.

Schéma du croisement *F. peucédanoïde rouge* × *F. éphialtoïde rouge.* Croisement de retour de l'hybride F_1 avec le parent récessif éphialtoïde rouge.

les résultats antérieurs, mais qui doit se répartir en 50% d'homozygotes et 50% d'hétérozygotes.

L'existence d'hybrides F_1, tous peucédanoïdes rouges, et les proportions des phénotypes à la F_2 et dans les croisements de retour, démontrent donc, de façon très claire, que les caractères analysés relèvent d'un déterminisme génétique simple.

A cet égard, mes résultats, basés sur un matériel abondant, confirment ceux, très fragmentaires, de Burgeff et ils s'expliquent si, avec cet auteur, nous admettons que les caractères envisagés, qui s'opposent dans les croisements, sont conditionnés par un couple de gènes allélomorphes.

Si nous représentons par P le gène peucédanoïde dominant, par *p* le gène éphialtoïde récessif, les croisements dont je viens d'exposer les résultats sont conformes aux schémas représentés figures 9 à 11.

4. *Croisements de contrôle.*

En 1933, deux femelles peucédanoïdes rouges, issues du croisement de retour d'un peucédanoïde rouge hybride F_1 avec le parent récessif éphialtoïde rouge (F'), furent croisées l'une avec un mâle peucédanoïde rouge du même élevage, l'autre avec un mâle peucédanoïde rouge hybride F_1. D'après les conclusions énoncées ci-dessus, tous ces individus répondaient à la formule Pp et nous devions obtenir une descendance composée de 1/4 d'éphialtoïdes rouges et 3/4 de peucédanoïdes rouges. Les résultats, exprimés dans le tableau VII, sont une éloquente confirmation de ces conclusions.

TABLEAU VII.

Croisements de contrôle.

Elevage n°	Origine de l'élevage	F. peucédanoïdes rouges		F. éphialtoïdes rouges	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
60	♀ peucédanoïde rouge F' él. n° 47 × ♂ peucédanoïde rouge F_1 él. n° 29	66	33	24	18
	Totaux:	99		42	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	105,75		35,25	
	Déviation:	— 6,25		+ 6,25	
	$\frac{D}{m} = 1,15$				
61	♀ peucédanoïde rouge F' él. n° 45 × ♂ peucédanoïde rouge F' él. n° 45	39	32	12	11
	Totaux:	71		23	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	70,5		23,5	
	Déviation:	+ 0,5		— 0,5	
	$\frac{D}{m} = 0,12$				

Les résultats de cette première série de croisements apparaissent donc très démonstratifs. L'examen phénotypique de notre abondant matériel, notamment celui des formes peucédanoïdes, appelle

cependant quelques remarques. Si, dans l'ensemble, tous les hybrides de la F_1 présentent un faciès peucédanoïde indiscutable, la dominance du facteur P ne se manifeste pas chez tous les individus avec la même intensité et le cas de ce croisement ne se rattache ni au type *Pisum*, ni au type *Zea*.

Au sein d'un même élevage on constate, en effet, dans l'extension du pigment rouge, une variabilité très appréciable, nettement plus grande que dans les élevages des peucédanoïdes purs d'où proviennent les souches de ces croisements.

A côté d'individus qui ne peuvent être distingués de ces derniers, il en est un certain nombre chez lesquels réapparaissent les carac-

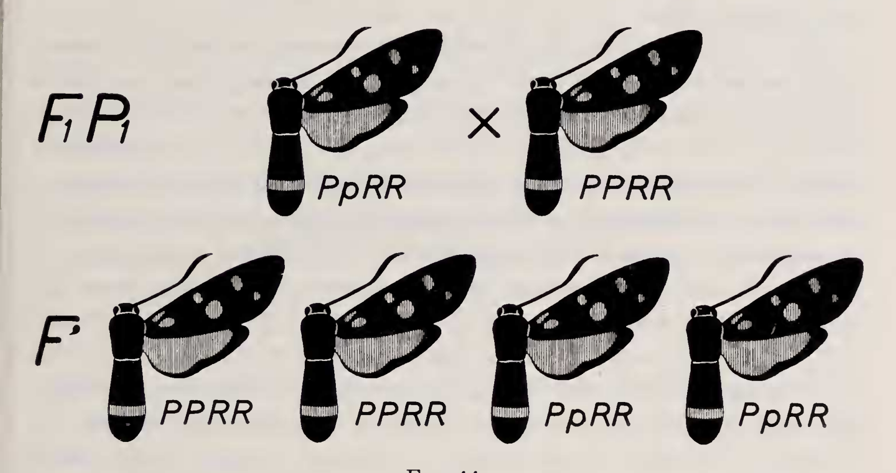


Fig. 11.
Schéma du croisement *F. peucédanoïde rouge* × *F. éphialtoïde rouge.*
Croisement de retour de l'hybride F_1 avec le parent dominant peucédanoïde rouge.

tères de la forme récessive. Le pigment rouge marque une régression progressive vers la base de l'aile postérieure, rendant visible la tache caractéristique de cette dernière; les taches 3-5 de l'aile antérieure deviennent plus claires par suite de la présence d'écailles blanches.

Les individus de mes élevages chez lesquels cette dominance fut la moins marquée (pl. 1, fig. 13 et 14), correspondent assez exactement aux formes *Metzgeri* Hirschke et *Günneri* Hirschke, décrites d'Autriche.

Le fait que ces dernières apparaissent surtout au sein de populations mélangées comprenant à la fois des peucédanoïdes et des

éphialtoïdes rouges, notamment en Autriche, en Bohème aux environs de Prague (HOLIK), en Styrie près de Judenburg (HOFMANN et KLOS), en Bukovine (HORMUZAKI), en Podolie (HOLIK) est une preuve que leurs caractères phénotypiques intermédiaires relèvent de leur constitution génotypique hétérozygote.

Ces hybrides intermédiaires extrêmes furent relativement peu nombreux dans mes divers croisements et tous se rattachent au sexe mâle. La grande majorité des individus à dominance incomplète présentent des états intermédiaires entre *Günneri* et *Metzgeri* d'une part, *peucedani* et *athamanthae* d'autre part, et correspondent aux formes *peucedani-intermedia* ou *athamanthae-intermedia* définies plus haut (voir p. 15).

D'une façon générale, l'étendue de cette variabilité phénotypique des hybrides F_1 est nettement plus grande chez les mâles que chez les femelles. Tandis que la plupart de ces dernières sont identiques ou se rapprochent beaucoup des formes peucédanoïdes rouges pures de mes élevages-souches, l'hétérozygotie de la majorité des mâles est marquée par une régression plus ou moins prononcée du pigment rouge sur l'aile postérieure et les taches des ailes antérieures. D'aucuns cependant sont des peucédanoïdes typiques. La planche en couleurs reproduit précisément (fig. 13-15 et 19-20) 3 ♂♂ et 3 ♀♀ de ces hybrides F_1, représentés pour chaque sexe par les deux formes extrêmes et le type moyen obtenus dans mes élevages. Ces figures donnent une bonne idée de cette variabilité, qui est continue, et dont il m'est difficile de préciser le degré sans recourir aux méthodes biométriques.

Une variabilité de même intensité se manifeste naturellement dans la descendance des croisements de retour dont tous les peucédanoïdes sont hétérozygotes et également en F_2 où ces formes comprennent 1/3 d'homozygotes et 2/3 d'hétérozygotes. Dans ce dernier cas, s'il est raisonnable de rattacher les formes intermédiaires à la seconde catégorie, l'aspect phénotypique des peucédanoïdes ne permet cependant pas de séparer de façon absolue les deux génotypes.

Quant aux formes éphialtoïdes rouges qui composent le 1/4 des individus de la F_2 et la moitié de ceux des croisements de retour, elles présentent une homogénéité phénotypique remarquable, expression de leur homogénéité génotypique, et correspondent toutes à l'une ou l'autre des formes typiques du 1er groupe.

En ce qui concerne cette variabilité du type peucédanoïde, il convient de noter ici qu'elle n'est pas la conséquence exclusive de l'hybridation. Bien qu'à un degré moindre, elle se manifeste aussi dans certaines populations géographiquement déterminées et exclusivement peucédanoïdes. C'est en particulier le cas des papillons qui volent au pied du Jura d'où proviennent les souches de mes élevages. Le Musée d'histoire naturelle de Genève possède, dans la collection Reverdin, une série de ♂♂, étiquetés ab. *pallidor* et caractérisés par une assez forte régression du rouge de l'aile postérieure ainsi que par des taches 3-6 presque blanches. De la même région, Lacreuze (1919) a décrit un ♂ correspondant à une ab. *Günneri* typique. Capturé aux environs de Genève où l'on n'a jamais observé de formes éphialtoïdes, cet individu est vraisemblablement un peucédanoïde pur, à moins qu'il ne s'agisse d'un mutant hétérozygote, ce qu'il eût été intéressant de vérifier par l'élevage.

Si de telles formes sont extrêmement rares au sein des populations peucédanoïdes jurassiennes, des individus marquant une tendance à la régression du pigment rouge de l'aile postérieure, s'échelonnant des *peucedani* et *athamanthae* à *peucedani-intermedia*, respectivement *athamanthae-intermedia*, sont plus fréquentes. Les figures 43 et 44 de la planche reproduisent deux mâles de ce type, le premier capturé à Cheserex sur Nyon, le second issu d'un œuf pondu par la femelle *peucedani* ab. *diffusa* de Saint-Sulpice, représentée figure 46.

En raison de la lenteur du développement de l'insecte, l'analyse génétique de mon matériel n'a pu être poussée assez loin pour me permettre de préciser la véritable nature de cette variabilité dans la distribution du pigment rouge chez les peucédanoïdes, variabilité que l'hybridation avec les formes éphialtoïdes accentue nettement. Serait-elle individuelle et purement somatique ? La chose est possible. Le croisement peucédanoïde × éphialtoïde se ramènerait alors à un cas de monohybridisme avec dominance inconstante du facteur peucédanoïde.

Mais il se pourrait que le gène P ait muté plusieurs fois, au cours de l'évolution de l'espèce, et que le caractère peucédanoïde soit en réalité sous la dépendance de plusieurs allélomorphes P_1, P_2, etc. tous dominant *p*. Nous nous trouverions alors en présence d'un cas de polyallélie dominante.

Certains faits semblent plaider en faveur de cette dernière hypothèse. Dans l'un des élevages de la F_2 (n° 59), résultant du croisement d'une ♀ peucédanoïde rouge hybride F_1 de l'élevage 33, phénotypiquement *peucedani-intermedia*, avec un ♂ peucédanoïde rouge F_1 de l'élevage 29, typiquement *Metzgeri*, deux formes extrêmes de la génération F_1, l'effet de la sélection semble se manifester assez nettement. Presque tous les mâles peucédanoïdes rouges présentent un aspect phénotypique plus ou moins intermédiaire et le nombre de ceux qui se rapprochent des formes *Günneri* et *Metzgeri* est nettement plus élevé que dans les élevages correspondants. Or cet aspect phénotypique ne peut être exclusivement attribué à la présence du gène *p*, puisque le 1/3 de ces mâles en est dépourvu.

La variabilité des hybrides et des peucédanoïdes purs étant continue, de nouvelles recherches, portant sur un matériel préalablement sélectionné avec soin et faisant appel aux méthodes biométriques, seront nécessaires pour en préciser le déterminisme. Elle ne soulève d'ailleurs qu'un point de détail et, dans l'ensemble, les résultats de cette première série de croisements sont conformes au schéma que nous avons tracé. Réserve faite que des facteurs secondaires indéterminés puissent modifier l'effet du gène fondamental P, nous pouvons donc admettre que le mode de répartition du pigment coloré sur les ailes est sous la dépendance d'un couple de gènes allélomorphes, non liés au sexe.

Les phénotypes peucédanoïdes que l'on observe dans la nature peuvent donc correspondre, quant au caractère considéré, à deux génotypes, l'homozygote dominant PP et l'hétérozygote P*p*, tandis que tous les éphialtoïdes sont homozygotes récessifs *pp*.

B. *Croisements entre les formes éphialtoïde rouge et éphialtoïde jaune.*

Connaissant, dans ses grandes lignes, le déterminisme et le mode de transmission des caractères peucédanoïde et éphialtoïde, nous pouvons aborder maintenant l'analyse des caractères rouge et jaune, qui, avec les précédents, concourent à différencier l'espèce en quatre grands groupes de formes.

A cet effet j'ai réalisé, tout d'abord, en 1934, un croisement entre deux formes éphialtoïdes, homozygotes pour ce caractère, mais l'une à pigment jaune, issue du matériel de Vienne (Autriche),

l'autre à pigment rouge, descendant de papillons de Martigny (Valais). Elles ne se distinguaient donc que par la seule nature du pigment coloré des taches basales de l'aile antérieure et de l'anneau de l'abdomen.

Ce croisement m'a donné une abondante descendance composée d'hybrides tous éphialtoïdes rouges. En 1935, deux de ces derniers furent croisés et les résultats de la F_2, obtenus en 1936 et 1937, sont, avec ceux de la F_1, résumés dans le tableau VIII.

Tableau VIII.

F_1 et F_2: F. éphialtoïde rouge × F. éphialtoïde jaune.

Elevage n°	Origine de l'élevage	F. éphialtoïdes rouges		F. éphialtoïdes jaunes	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
72	♀ éphialtoïde jaune pure, él. n° 54 × ♂ éphialtoïde rouge pur, él. n° 55	66	55	—	—
	Total:	121		—	
78	♀ éphialtoïde rouge hybride, él. n° 72 × ♂ éphialtoïde rouge hybride, él. n° 72	59	47	16	14
	Totaux:	106		30	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	102		34	
	Déviation:	+ 4		— 4	
	$\frac{D}{m} = 0{,}83$				

Nous obtenons ainsi, en F_2, une disjonction monohybride parfaitement caractéristique et la proportion 3 : 1 est réalisée avec une approximation très satisfaisante, la déviation étant inférieure à l'erreur moyenne.

Au point de vue phénotypique, les 121 éphialtoïdes hybrides rouges F_1 et les 106 éphialtoïdes rouges F_2, qui doivent se subdiviser en 1/3 d'homozygotes et 2/3 d'hétérozygotes, sont rigoureusement semblables et correspondent à des formes *ephialtes* et *medusa* typiques. Quatre individus F_1 sont représentés figures 25, 26, 31 et 32 de la planche 1, à côté de deux éphialtoïdes jaunes *(coronillae)*

de la F_2. On peut constater que le pigment qui imprègne les écailles de l'anneau abdominal, des taches basales et, chez certains individus, quelques écailles des taches 3-6 des ailes antérieures, est d'un rouge de même teinte que chez les formes correspondantes des lignées pures.

L'absence de formes intermédiaires et les résultats numériques de la F_2 démontrent clairement que les caractères envisagés, qui s'opposent l'un à l'autre, sont conditionnés par un couple de gènes

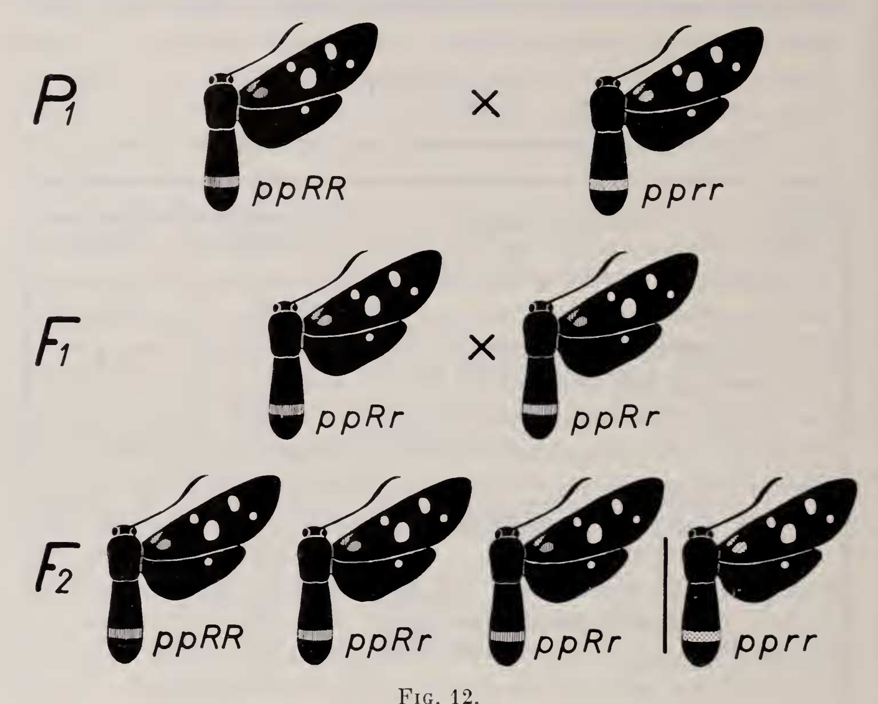


Fig. 12.
Schéma du croisement *F. éphialtoïde rouge* × *F. éphialtoïde jaune.* Première et seconde générations.

allélomorphes, le facteur rouge dominant complètement le facteur jaune. Nous nous trouvons en présence d'un cas d'hérédité du type *Pisum*, ce que confirment les résultats exposés dans le paragraphe suivant.

Si nous représentons par R le gène rouge dominant, par *r* son allèle récessif jaune, les parents éphialtoïdes de l'élevage 72 ont respectivement les formules (*pp*) RR et (*pp*) *rr*; le croisement réalisé est donc conforme au schéma représenté figure 12.

D'après ces données, les phénotypes rouges peuvent exister sous deux formes génotypiques, homozygote (RR) et hétérozygote (R*r*), tandis que toutes les formes jaunes sont pures pour ce caractère (*rr*). Ici encore, mes résultats sont en accord avec les conclusions de BURGEFF.

C. *Croisements entre les formes peucédanoïde rouge et éphialtoïde jaune.*

Dans les deux paragraphes précédents, nous avons étudié isolément le comportement des deux couples de caractères, peucédanoïde et éphialtoïde d'une part, rouge et jaune d'autre part, en utilisant pour les croisements des individus dont les différences ne portaient que sur un seul de ces couples, et nous avons démontré, à l'aide d'un matériel abondant, que deux paires de gènes allélomorphes en commandent le déterminisme. Les résultats obtenus, qui permettent de prévoir à quels génotypes peuvent correspondre les quatre phénotypes principaux, sont cependant incomplets en ce sens qu'ils ne nous donnent aucune précision sur le comportement réciproque des gènes PP/*pp* et RR/*rr*.

Une dernière série de croisements mettant en présence deux formes distinctes par l'un et l'autre caractère devait nous renseigner sur ce point en même temps qu'elle constituait une contre-épreuve des précédentes expériences.

1. *Première génération* (F_1).

Le 17 juillet 1933, je croisai dans ce but une ♀ éphialtoïde jaune (F. *coronillae*), issue d'un cocon reçu de Fischamend près Vienne (Autriche), avec un ♂ peucédanoïde rouge (F. *athamanthae*) de Promenthoux près Nyon [1] (voir p. 71). Les deux parents, issus de populations monomorphes, pouvaient être considérés comme homozygotes. D'après les données acquises, les formules étaient respectivement *pprr* pour la femelle et PPRR pour le mâle. Les dihybrides P*p*R*r* issus de ce croisement devaient donc répondre au phénotype peucédanoïde rouge. Conformément aux prévisions,

[1] L'éclosion des peucédanoïdes rouges étant terminée dans mes élevages, ce croisement fut effectué sur place, dans la petite station de Promenthoux.
En 1935, j'ai également croisé une ♀ éphialtoïde jaune pure (pprr) de l'élevage 64, avec un ♂ peucédanoïde rouge hétéro-homozygote (PpRR) de l'élevage 43 (voir p. 34). La descendance devait donc se composer de 50% de peucédanoïdes rouges (PpRr) et de 50% d'éphialtoïdes rouges (ppRr). Les résultats ont été rigoureusement conformes aux prévisions: 21 ♂♂, 20 ♀♀ de la première catégorie, 24 ♂♂, 17 ♀♀ de la seconde.

j'obtins en 1934, 1935 et 1936 — le développement de cet élevage fut très lent — les résultats suivants:

Elevage n° 63. ♀ éphialtoïde jaune pure × ♂ peucédanoïde rouge pur. Descendance: 54 ♂♂, 50 ♀♀ tous peucédanoïdes rouges.

2. *Seconde génération* (F_2) *et croisements de retour.*

En 1934 et 1935, trois ♀♀ peucédanoïdes rouges dihybrides F_1 furent accouplées avec des ♂♂ du même élevage. Parallèlement, j'ai réalisé deux croisements de retour avec le parent éphialtoïde jaune dirécessif, l'un, ♀ peucédanoïde rouge dihybride F_1 × ♂ éphialtoïde jaune pur, l'autre réciproque.

Les résultats de ces divers élevages, obtenus en 1935, 1936 et 1937, sont résumés dans les cinq tableaux IX à XIII.

Tableau IX.

Elevage n° 69.

♀ peucédanoïde rouge dihybride F_1, él. n° 63 × ♂ peucédanoïde rouge dihybride F_1, él. n° 63.

Phénotypes	Nombres obtenus		Prop. théor. p. 9:3:3:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges	5 ♂♂	10 ♀♀	12,94	+ 2,06	0,9
Peucédanoïdes jaunes	—		4,31	— 4,31	—
Ephialtoïdes rouges	5 ♂♂	2 ♀♀	4,31	+ 2,69	1,2
Ephialtoïdes jaunes	0 ♂	1 ♀	1,44	— 0,44	0,4
Total:	23 ♂♀				

Tableau X.

Elevage n° 79.

♀ peucédanoïde rouge dihybride F_1, él. n° 63 × ♂ peucédanoïde rouge dihybride F_1, él. n° 63.

Phénotypes	Nombres obtenus		Prop. théor. p. 9:3:3:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges	13 ♂♂	15 ♀♀	21,94	+ 6,06	2,1
Peucédanoïdes jaunes	3 ♂♂	1 ♀	7,31	— 3,31	1,8
Ephialtoïdes rouges	3 ♂♂	3 ♀♀	7,31	— 1,31	0,6
Ephialtoïdes jaunes	1 ♂	0 ♀	2,44	— 1,44	1,6
Total:	39 ♂♀				

Tableau XI.

Elevage n° 80.

♀ peucédanoïde rouge dihybride F_1, él. n° 63 × ♂ peucédanoïde rouge dihybrides F_1, él. n° 63.

Phénotypes	Nombres obtenus		Prop. théor. p. 9:3:3:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges	7 ♂♂	6 ♀♀	11,25	+ 1,75	0,8
Peucédanoïdes jaunes	0 ♂	1 ♀	3,75	— 2,75	2,8
Ephialtoïdes rouges	6 ♂♂	0 ♀	3,75	+ 2,25	1,1
Ephialtoïdes jaunes	—		1,25	— 1,25	—
Total:	20 ♂♀				

Tableau XII.

Elevage n° 70.

♀ peucédanoïde rouge dihybride F_1, él. n° 63 × ♂ éphialtoïde jaune pur, él. n° 54.

Phénotypes	Nombres obtenus		Prop. théor. p. 1:1:1:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges	13 ♂♂	10 ♀♀	20	+ 3	0,7
Peucédanoïdes jaunes	14 ♂♂	13 ♀♀	20	+ 7	1,6
Ephialtoïdes rouges	7 ♂♂	7 ♀♀	20	— 6	1,7
Ephialtoïdes jaunes	7 ♂♂	9 ♀♀	20	— 4	1,1
Total	80 ♂♀				

Tableau XIII.

Elevage n° 81.

♀ éphialtoïde jaune pure, él. n° 64 × ♂ peucédanoïde rouge dihybride F_1, él. n° 63.

Phénotypes	Nombres obtenus		Prop. théor. p. 1:1:1:1	D	$\frac{D}{m}$
Peucédanoïdes rouges	10 ♂♂	15 ♀♀	17,25	+ 7,75	1,9
Peucédanoïdes jaunes	9 ♂♂	3 ♀♀	17,25	— 5,25	1,7
Ephialtoïdes rouges	13 ♂♂	4 ♀♀	17,25	— 0,25	0,07
Ephialtoïdes jaunes	7 ♂♂	8 ♀♀	17,25	— 2,25	0,6
Total	69 ♂♀				

Il ressort clairement de l'ensemble de ces résultats que les caractères en présence qui s'opposent deux à deux, type éphialtoïde ou peucédanoïde, coloration rouge ou jaune, subissent dans les croisements la ségrégation indépendante; ils sont donc déterminés par deux couples de gènes localisés dans des chromosomes différents et ne sont pas liés au sexe.

En effet, en plus des phénotypes parentaux, nous voyons apparaître en F_2 et dans les croisements de retour, deux formes nouvelles résultant de la recombinaison en sens inverse des caractères en présence, d'une part des éphialtoïdes rouges, d'autre part des peucédanoïdes jaunes.

A partir des formes de deux groupes opposés, nous avons donc ainsi réalisé la synthèse du linnéon et obtenu en particulier, en assez grand nombre, ces formes peucédanoïdes jaunes (F. *aeacus* et *icterica)* très rares dans la nature et que l'on n'observe qu'au sein de quelques populations mélangées, dans ces circonstances que nous préciserons en traitant de la biogéographie de l'espèce.

Nous devions obtenir théoriquement en F_2 la proportion classique de:

9 peucédanoïdes rouges,
3 » jaunes,
3 éphialtoïdes rouges,
1 éphialtoïde jaune,

et dans les croisements de retour les quatre phénotypes en nombres égaux.

En raison du petit nombre des descendants de la F_2 (imputable pour une part à un accident) cette proportion n'a pas été réalisée avec une grande approximation. Toutefois, à l'échelle des expériences, il y a un accord satisfaisant entre les données théoriques et les résultats qui, dans chaque cas, sont encore compris dans les limites de la probabilité. Il en est de même dans les croisements de retour où l'on note des déviations appréciables.

Nous nous trouvons en présence d'un cas classique de dihybridisme conforme aux schémas des figures 13 et 14.

L'aspect phénotypique des papillons des F_1, F_2 et des croisements de retour suggère les mêmes remarques que dans les cas précédents.

En ce qui concerne la nature du pigment coloré, nous notons à nouveau la dominance complète et constante du caractère rouge

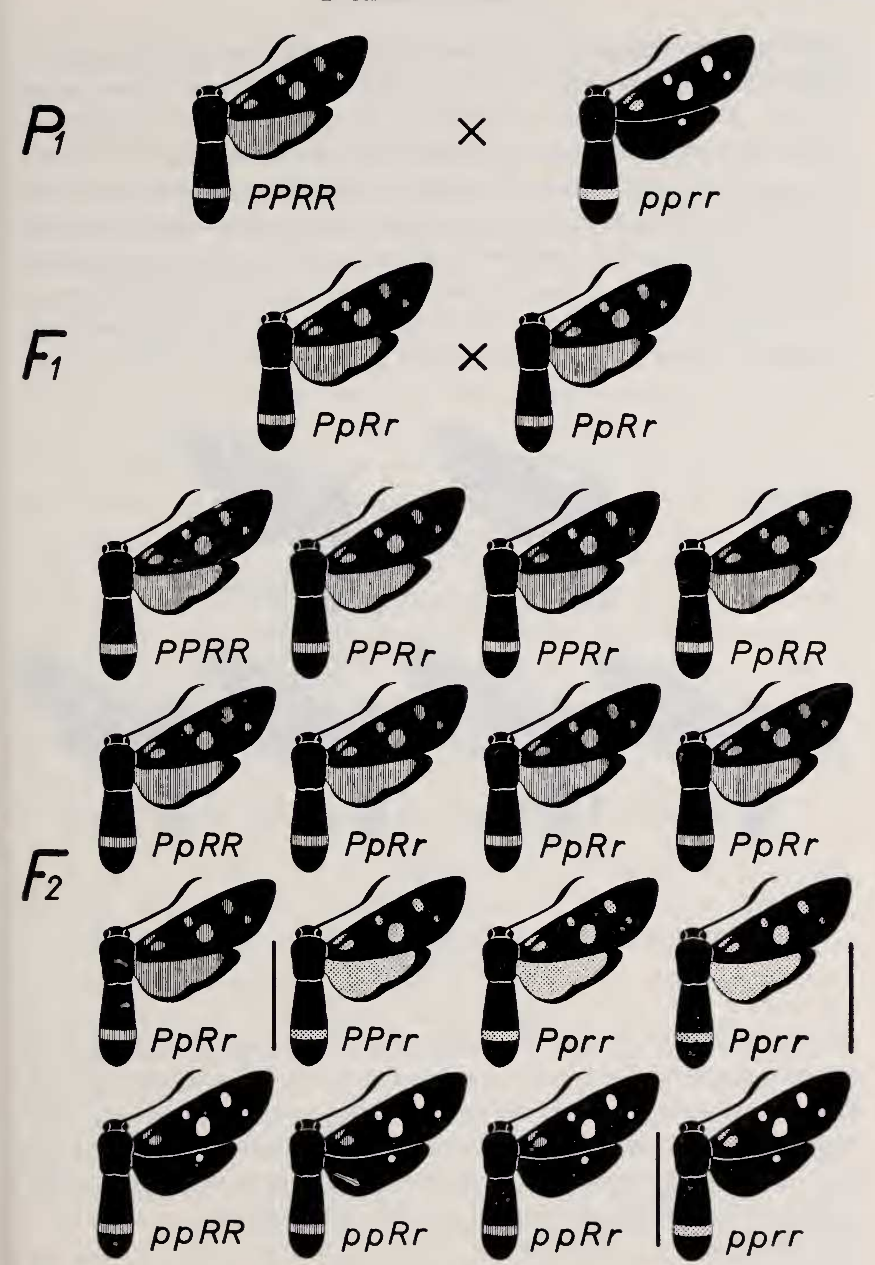


Fig. 13.
Schéma du croisement *F. peucédanoïde rouge* × *F. éphialtoïde jaune*. Première et seconde générations.

dans tous les élevages et, à ce point de vue, les formes hétérozygotes (R*r*) sont rigoureusement semblables aux formes homozygotes (RR)[1]. Par contre, la dominance du facteur peucédanoïde se révèle à nouveau labile, et bien qu'il ne soit pas possible de séparer les formes PP des formes P*p*, l'hétérozygotie se manifeste chez de nombreux individus, et toujours plus intensément chez les mâles que chez les femelles, par une régression plus ou moins accentuée du pigment rouge, respectivement jaune, sur l'aile postérieure et sur les taches 3-6 de l'aile antérieure. L'examen des figures 16-18 et 22 à 24 de la planche en couleurs qui représentent trois couples

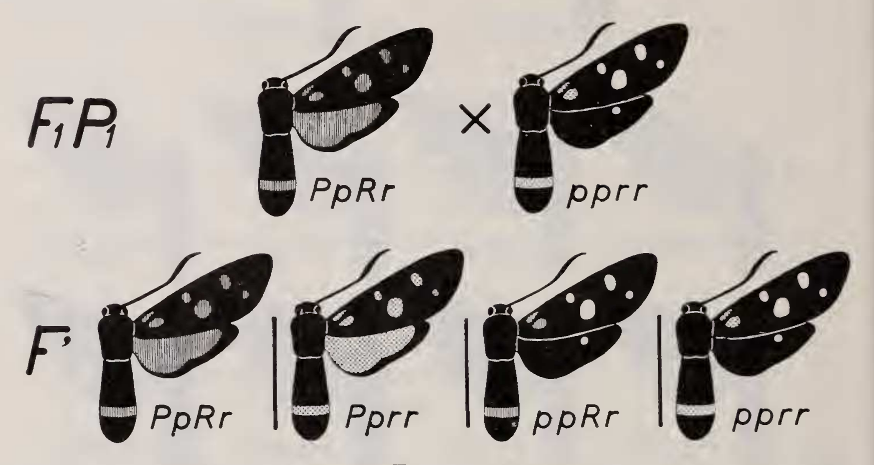


Fig. 14.

Schéma du croisement *F. peucédanoïde rouge* × *F. éphialtoïde jaune*. Croisement de retour du dihybride F_1 avec le parent dirécessif éphialtoïde jaune.

de peucédanoïdes rouges dihybrides F_1 de l'élevage 63 et groupent, pour chaque sexe, les deux types extrêmes et le type moyen obtenus dans ce croisement, permet de constater que l'ampleur de cette variabilité du caractère peucédanoïde est de même ordre que celle que nous avons observée dans les croisements F. peucédanoïde rouge × F. éphialtoïde rouge (fig. 13-15 et 19-21).

---

[1] A vrai dire, l'examen d'un grand nombre d'individus révèle de petites variations dans la nuance du rouge. Mais il s'agit là d'une variabilité purement somatique, car elle se manifeste avec la même intensité chez les formes homo- et hétérozygotes.

Remarquons, par ailleurs, que tous les individus de ces deux séries parallèles, les uns RR, les autres R*r*, sont de coloration identique.

Cette variabilité du caractère peucédanoïde se retrouve naturellement dans les croisements de retour et en F_2. Dans deux de mes élevages F_2 (69 et 79), dont les parents ♂♂ (F_1) accusaient un état intermédiaire assez prononcé, il est frappant de constater que les individus extrêmes sont caractérisés par une régression plus accentuée qu'en F_1 du pigment rouge sur l'aile postérieure et l'élevage 69 m'a fourni, en particulier, une ♀ typique de la forme *Metzgeri*, la seule que j'aie obtenue dans tous mes croisements (pl. 1, fig. 35). Est-ce là l'effet de la sélection et la conséquence d'un déterminisme plurifactoriel du caractère en question ? Rien ne m'autorise à l'affirmer et j'ai indiqué plus haut que la solution de cette question nécessite de nouvelles recherches.

En ce qui concerne les formes peucédanoïdes jaunes reconstituées, nous devions en obtenir théoriquement 15 ± 3,4 pour l'ensemble des élevages de la F_2 comprenant un total de 80 individus. Or les cinq individus éclos, dont 3 sont représentés sur la pl. 1, figures 28-30, accusent tous des caractères phénotypiques plus ou moins intermédiaires. Ces particularités semblent trahir une constitution hétérozygote et l'on peut se demander si la forme homozygote PP*rr* qui devait apparaître dans la proportion de 1/3 n'a pas été éliminée à l'état larvaire dans nos conditions d'élevage, ce qui expliquerait dans une certaine mesure le déficit frappant des peucédanoïdes jaunes.

Dans les croisements de retour, les peucédanoïdes jaunes, plus nombreux et répondant tous à la formule P*prr* sont représentés par une série de formes dont la variabilité correspond à celle des homologues rouges. Les unes sont des *icterica* et *aeacus* typiques, d'autres présentent un aspect plus ou moins intermédiaire et les plus accentuées de ces dernières correspondent aux f. *nigroicterica* et *nigroaeacus*. Les figures 40-47 de la planche 1 reproduisant 2♂♂ et 2♀♀ donnent une bonne idée de cette variabilité.

Il eût été intéressant de pouvoir poursuivre l'analyse génétique de ces peucédanoïdes jaunes et en particulier de chercher à les obtenir à l'état homozygote, afin de déterminer si et dans quelle mesure les lignées pures sont viables. Cette question est susceptible d'expliquer certaines particularités de leur étroite localisation

géographique. Diverses circonstances, indépendantes de ma volonté, m'en ont empêché au moment voulu; mais de nouveaux croisements ont été entrepris en 1939, en vue d'obtenir le matériel nécessaire pour cette étude.

Quant aux éphialtoïdes rouges (reconstitués) et jaunes des F_2 et croisements de retour, il est superflu d'ajouter qu'ils présentent tous les caractères des formes typiques.

6. Le déterminisme de la variabilité numérique des taches des ailes.

Observations et résultats préliminaires.

Dans la première partie de ce travail, nous avons vu que chacun des groupes du linnéon *Z. ephialtes* se différenciait en deux ou quatre formes caractérisées par le nombre des taches des ailes antérieures et postérieures et que, dans la nature, se trouvaient réalisées les combinaisons suivantes:

Groupes éphialtoïdes:

Six taches/un point	*ephialtes*, *coronillae.*
Cinq taches/un point . . .	*medusa*, *trigonellae*,
Six taches/deux points . .	*Sophiae*, *flavobipunctata.*
Cinq taches/deux points . .	*Aemilii*, *Wutzdorffi.*

Groupes peucédanoïdes:

Six taches	*peucedani*, *icterica.*
Cinq taches	*athamanthae*, *aeacus.*

Si l'aile postérieure des formes peucédanoïdes est tout entière recouverte d'écailles rouges ou jaunes, la tache caractéristique des formes éphialtoïdes est cependant encore virtuellement présente et s'observe très nettement par transparence. Elle réapparaît visiblement chez les formes intermédiaires et il est intéressant de noter ici que les formes peucédanoïdes observées dans la nature ne présentent qu'un seul point à l'aile postérieure et, de ce fait, correspondent aux formes *unipunctata* des groupes éphialtoïdes rouge et jaune.

Pour des raisons précédemment indiquées, l'étude de cette variabilité du nombre des taches des ailes devait rester en dehors

des limites de ce travail. Cependant, plusieurs de mes croisements m'ayant donné sur ce point des résultats intéressants, il m'a paru indiqué de les communiquer ici, dans l'incertitude où je suis de pouvoir poursuivre cette étude. Mais je tiens à bien préciser qu'il s'agit de résultats préliminaires et que toute cette question, fort intéressante, mérite d'être reprise en faisant appel aux méthodes biométriques, puisqu'il s'agit d'une variabilité continue.

Envisageons tout d'abord le cas de l'aile antérieure dont la caractéristique principale réside dans la présence ou l'absence de la sixième tache.

La disparition de cette dernière, qui conduit aux formes *quinquemaculata*, résulte du fait que les écailles qui la recouvrent, toutes de même type chez les formes *sexmaculata* (écailles de fond), s'imprègnent de pigment noir, le nombre des écailles rouges, jaunes ou blanches diminuant progressivement à partir de la périphérie, de sorte que l'on observe tous les intermédiaires entre les types extrêmes. Mais l'examen d'un grand nombre d'individus révèle certaines particularités de cette variabilité qui témoignent de sa complexité.

Chez les uns, l'emplacement de la sixième tache est encore marqué par l'absence d'écailles allongées et, examiné à la loupe binoculaire, il apparaît de coloration bleu noir mat sur le fond de l'aile auquel les écailles de couverture confèrent un reflet bleu verdâtre. Chez d'autres, qui à première vue ne se distinguent pas des précédents, toute la surface correspondant à cette sixième tache est envahie d'écailles des deux types et sa position ne peut plus être repérée. La variabilité résulte donc d'un double phénomène de pigmentogénèse et de morphogénèse, et ces deux processus ne sont pas liés.

D'autre part, la variabilité de cette sixième tache dépend dans une certaine mesure du sexe, en ce sens que la tendance à la réduction est généralement plus forte chez les mâles que chez les femelles. Dans des élevages composés des deux types, les femelles constituent la majorité des formes à six taches, les mâles celle des formes à cinq taches. Cette particularité se manifeste encore dans les élevages exclusivement *sexmaculata* et l'on constate que la sixième tache est en moyenne plus petite chez les mâles que chez les femelles.

L'analyse de mon matériel ne me permet malheureusement pas, en raison de la relative complexité de cette variabilité, de

tirer des conclusions bien précises quant à sa nature et à son déterminisme. Toutefois, en croisant, durant plusieurs générations consécutives, des individus extrêmes, *quinquemaculata* d'une part, *sexmaculata* d'autre part, j'ai pu constater, dans deux lignées, l'effet très net de la sélection, ainsi qu'il ressort de l'examen du tableau XIV.

TABLEAU XIV.

Effets de la sélection dans deux lignées de formes éphialtoïdes rouges.

nº	Origine de l'élevage	F. 5-maculata		F. 6-maculata	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
	Première série.				
57	(f. *quinquemaculata*, él. nº 50) [2]	21	11	8 *	20 *
66	(f. *quinquemaculata*, él. nº 57) [2]	30	24	—	—
73	(f. *quinquemaculata*, él. nº 66) [2]	24	38	1	19 *
	Deuxième série.				
55	♀ f. *sexmaculata*, él. nº 15 × ♂ f. *quinquemaculata*, él. nº 43	15	—	78	56
65	(f. *sexmaculata*, él. nº 55)	—	—	12	22
58	♀ f. *sexmaculata*, él. nº 25 × ♂ f. *sexmaculata*, él. nº 51	4	—	32	31
68	(f. *sexmaculata*, él. nº 58) [2]	—	—	40	31
76	♀ f. *sexmaculata*, él. nº 65 × ♂ f. *sexmaculata*, él. nº 68	—	—	44	53
83	(f. *sexmaculata*, él. nº 76) [2]	—	—	31	26

* Individus à 6me tache très réduite.

Dans la première série, j'ai obtenu, dans les élevages 57 et 73, une descendance mixte, mais cependant très homogène. Les individus *sexmaculata* étaient en effet phénotypiquement très voisins des *quinquemaculata*, la sixième tache de leur aile antérieure, à peine visible à l'œil nu, ne comprenant que quelques écailles blanches.

Dans la seconde série, l'action de la sélection est beaucoup plus nette et tous les descendants de parents (♂ et ♀) à sixième tache bien développée sont, à quatre exceptions près, des formes *sexmaculata* typiques. Ces résultats ne sauraient être l'effet du hasard; ils témoignent au contraire de l'hétérogénéité génétique de ce matériel, quant aux caractères envisagés, mais ils ne nous permet-

tent pas d'en séparer les génotypes ni même de préciser les faits de dominance et de récessivité. D'un croisement *ephialtes-trigonellae (5-maculata)* × *ephialtes-peucedani (6-maculata)* dont la descendance comprenait des individus à sixième tache très réduite ou effacée, Burgeff (1914) admet la récessivité du caractère *sexmaculata*. Il est possible que la tendance à la formation d'une sixième tache soit liée à l'existence d'un gène récessif, ce qui expliquerait pourquoi l'effet de la sélection s'est manifesté de façon beaucoup plus nette dans la seconde série des croisements auxquels je viens de faire allusion. Mais le problème paraît être complexe et sa solution exige de nouvelles expériences méthodiquement poursuivies.

Le déterminisme et le mode de transmission des caractères *uni-* et *bipunctata* paraissent être beaucoup plus simples et ressortent assez clairement de l'examen de mon abondant matériel. Une première constatation s'en dégage, à savoir que la descendance de deux formes *unipunctata* est exclusivement composée d'individus semblables aux parents, tandis que celle de deux formes *bipunctata* est tantôt homogène *(bipunctata)*, tantôt mixte. Dans ce dernier cas, la proportion des formes *uni-* et *bipunctata* démontre que ces caractères sont mendéliens, car ils s'opposent dans les croisements et subissent une ségrégation 3 : 1 très nette, le caractère *bipunctata* (BB) dominant *unipunctata* (*bb*).

Quelques exemples très démonstratifs de croisements entre formes *uni-* et *bipunctata* du groupe éphialtoïde rouge sont résumés dans le tableau XV.

Tableau XV.

Croisements entre formes éphialtoïdes rouges *uni-* et *bipunctata*.

Elevage n°	Origine de l'élevage	F. bipunctata ♂♂	F. bipunctata ♀♀	F. unipunctata ♂♂	F. unipunctata ♀♀
50	♀ *ephialtes 6-maculata* **bipunctata** × ♂ » *5-maculata* **unipunctata**	9	9	—	—
57	(*ephialtes 5-maculata* **bipunctata** él. 50)[2]	20	21	9	10
	Total:	41		19	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	45		15	
	Déviation:	— 4		+ 4	
	$\frac{D}{m} = 1{,}1$				

Elevage n°	Origine de l'élevage	F. bipunctata		F. unipunctata	
		♂ ♂	♀ ♀	♂ ♂	♀ ♀
55	♀ *ephialtes 6-maculata* **unipunctata** él. 15 × ♂ *ephialtes 5-maculata* **unipunctata** él. 43	—	—	93	66
65	(*ephialtes 6-maculata* **unipunctata** él. 55)²	—	—	12	22
66	(*ephialtes 5-maculata* **bipunctata** él. 57)²	30	24	—	—
75	♀ *ephialtes 6-maculata* **unipunctata** él. 65 × ♂ *ephialtes 5-maculata* **bipunctata** él. 66	95	96	—	—
82	(*ephialtes 6-maculata* **bipunctata** él. 75)²	39	31	17	19
	Total:	70		36	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	79,5		26,5	
	Déviation:	— 9,5		+ 9,5	
	$\frac{D}{m} = 1,9$				
58	♀ *ephialtes 6-maculata* **bipunctata** él. 25 × ♂ *ephialtes 6-maculata* **bipunctata** él. 51	25	23	11	8
	Total:	48		19	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	50,25		16,75	
	Déviation:	— 3,25		+ 3,25	
	$\frac{D}{m} = 0,8$				
76	♀ *ephialtes 6-maculata* **unipunctata** él. 65 × ♂ *ephialtes 6-maculata* **bipunctata** él. 68	44	13	—	—
83	(*ephialtes 6-maculata* **bipunctata** él. 76)²	24	19	7	7
	Total:	43		14	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	42,75		14,25	
	Déviation:	+ 0,25		— 0,25	
	$\frac{D}{m} = 0,08$				
56	♀ *ephialtes 6-maculata* **bipunctata** él. 35 = ♂ *ephialtes 5-maculata* **bipunctata** él. 45	38	53	19	12
	Total:	91		31	
	Proportion calculée pour 3 : 1:	91,5		30,5	
	Déviation:	— 0,5		+ 0,5	
	$\frac{D}{m} = 0,10$				

Des résultats non moins significatifs, et à un certain point de vue plus intéressants encore, m'ont été fournis par les croisements de retour des hybrides F_1 peucédanoïdes rouges des élevages 27 et 28 (voir p. 32) avec leur parent récessif, éphialtoïde rouge, croisements dont les résultats généraux ont été exposés plus haut.

Tous ces hybrides peucédanoïdes rouges ne présentant comme leurs parents ♂ et ♀ qu'un seul point à l'aile postérieure, nettement visible par transparence, pouvaient donc être considérés comme homozygotes pour ce caractère.

Or, par hasard, cinq de ces individus ont été croisés avec des formes éphialtoïdes rouges *bipunctata (Sophiae* ou *Aemilii)* et le dénombrement des formes *bi-* et *unipunctata* dans ces cinq croisements de retour (él. nos 45, 47, 48, 49 et 51) nous a donné les résultats suivants:

Elevage no 45:

♀ peucédanoïde rouge hybride F_1, *unipunctata*, él. 28 ×
♂ éphialtoïde rouge *bipunctata*, él. no 22.
Descendance: 23 ♂♂, 13 ♀♀ peucédanoïdes rouges *bipunctata*,
19 ♂♂, 18 ♀♀ éphialtoïdes rouges *bipunctata*
(1 ♂, éphialtoïde rouge *unipunctata* ?).

Elevage no 47:

♀ peucédanoïde rouge hybride F_1, *unipunctata*, él. 28 ×
♂ éphialtoïde rouge *bipunctata*, él. no 25.
Descendance: 4 ♂♂ peucédanoïdes rouges *bipunctata*,
2 ♀♀ éphialtoïdes rouges *bipunctata.*

Elevage no 48:

♀ éphialtoïde rouge *bipunctata*, él. 22 ×
♂ peucédanoïde rouge hybride F_1, *unipunctata*, él. 28.
Descendance: 7 ♂♂, 13 ♀♀ peucédanoïdes rouges *bipunctata*
13 ♂♂, 9 ♀♀ éphialtoïdes rouges *bipunctata.*

Elevage no 49:

♀ éphialtoïde rouge *bipunctata*, él. 22 ×
♂ peucédanoïde rouge hybride F_1, *unipunctata*, él. 28.
Descendance: 4 ♂♂, 3 ♀♀ peucédanoïdes rouges *bipunctata*,
10 ♂♂, 7 ♀♀ » » *unipunctata*,
12 ♂♂, 6 ♀♀ éphialtoïdes rouges *bipunctata*,
8 ♂♂, 3 ♀♀ » » *unipunctata.*

Elevage nº 51:

♀ peucédanoïde rouge hybride F_1, *unipunctata*, él. 27 ×
♂ éphialtoïde rouge *bipunctata*.
Descendance: 11 ♂♂, 18 ♀♀ peucédanoïdes rouges *bipunctata*
13 ♂♂, 9 ♀♀ éphialtoïdes rouges *bipunctata*.

De ces résultats se dégage la conclusion que dans trois cas (él. 45, 48 et 51) le parent éphialtoïde rouge était une forme *bipunctata* homozygote, car ce caractère a été transmis à toute la descendance. Par contre, dans l'élevage 49, la ♀ se révèle être hétérozygote et transmet le caractère *bipunctata* à 25 individus sur 53, soit, avec une approximation très satisfaisante, à la moitié de la descendance. Il en est de même dans l'élevage 47.

Si nous tenons compte des caractères déjà analysés, les croisements précédents correspondent aux schémas suivants:

Elevages nºs 45, 47 et 51:

♀ (♂) PpRR*bb* × ♂ (♀) ppRR*BB*
50% PpRR*Bb* — 50% ppRR*Bb*.

Elevage nº 49:

♀ ppRR*Bb* × ♂ PpRR*bb* =	25% PpRRBb	11	± 3,03	(14,25)
	25% PpRRbb	17	± 3,45	(14,25)
	25% ppRRBb	18	± 3,50	(14,25)
	25% ppRRbb	11	± 3,03	(14,25)

En ce qui concerne ce dernier élevage, il y a un accord satisfaisant entre les nombres obtenus et les nombres calculés mentionnés entre parenthèses.

L'analyse de la descendance des élevages 61 et 60 est également très instructive.

Le premier, ayant pour parents deux formes peucédanoïdes rouges *bipunctata* de l'élevage 45, répondant à la formule PpRRBb, devait comprendre, comme dans un cas de dihybridisme, 4 phénotypes dans la proportion de 9:3:3:1. Les résultats résumés ci-contre montrent que les prévisions théoriques se sont réalisées avec une bonne approximation.

TABLEAU XVI.

Elevage n° 61.

♀ peucédanoïde rouge *bipunctata*, él. n° 45.
× ♂ peucédanoïde rouge *bipunctata*, él. n° 45.

Phénotypes	Nombres obtenus		Prop. théor. p. 9:3:3:1	D	$\frac{D}{m}$
	♂♂	♀♀			
Peucédanoïdes rouges *bipunctata*	25	22	52,87	— 5,87	1,2
Ephialtoïdes rouges *bipunctata*	9	6	17,63	— 2,63	0,6
Peucédanoïdes rouges *unipunctata*	13	11	17,63	+ 6,37	1,5
Ephialtoïdes rouges *unipunctata*	3	5	5,87	+ 2,13	0,7
	94 ♂♀				

Quant à l'élevage 60, il s'agit d'un croisement de contrôle entre une ♀ peucédanoïde rouge *bipunctata*, dihétérozygote (PpBbRR) de l'élevage 47 et un ♂ peucédanoïde rouge hybride F_1 *unipunctata* de l'élevage 29 (PpbbRR).

D'après les formules attribuées à ces deux individus, leur descendance devait se composer des six génotypes suivants dans la proportion de:

1 PPBb (RR); 2 PpBb (RR); 1 ppBb (RR)
1 PPbb (RR); 2 Ppbb (RR); 1 ppbb (RR),

lesquels, en raison des faits de dominance se répartissent phénotypiquement en:

3 peucédanoïdes rouges *bipunctata*,
3 » » *unipunctata* ,
1 éphialtoïde rouge *bipunctata*,
1 » » *unipunctata.*

Les résultats sont résumés dans le tableau XVII et l'on constate une fois de plus qu'ils sont en accord avec les prévisions.

Tableau XVII.

Elevage nº 60 (voir ci-dessus).

Phénotypes	Nombres obtenus		Prop. théor. p. 3:3:1:1	D	$\frac{D}{m}$
	♂♂	♀♀			
Peucédanoïdes rouges *bipunctata*	30	18	52,98	— 4,98	0,8
Peucédanoïdes rouges *unipunctata*	36	15	52,98	— 1,98	0,3
Ephialtoïdes rouges *bipunctata*	11	8	17,62	+ 1,38	0,3
Ephialtoïdes rouges *unipunctata*	13	10	17,62	+ 5,38	1,2
	141 ♂♀				

Ainsi donc, tous ces résultats remarquablement concordants mettent bien en évidence la nature génétique des caractères *uni-* et *bipunctata* qui se sont comportés dans les élevages auxquels nous venons de faire allusion comme s'ils étaient conditionnés par un couple de gènes allélomorphes.



Fig. 15.
Forme *athamanthae-bipunctata* ♂ de l'élevage nº 48 (gr. 1,5 fois).
(Le même individu est reproduit pl. 1, fig. 38).

Dans les tableaux précédents, nous avons considéré comme formes *bipunctata* tous les individus présentant une deuxième tache à l'aile postérieure, quelle que soit sa dimension, y compris ceux dont ce deuxième point n'était visible que sur la face inférieure de l'aile. Etant donné la grande variabilité de ce caractère, à laquelle j'ai fait allusion plus haut (p. 13), il reste à savoir si elle résulte d'une simple fluctuation somatique du génotype BB ou de l'hybride Bb ou si au contraire elle a pour cause un déterminisme plurifactoriel de ce caractère. Il m'est actuellement impossible de répondre à cette question, mes croisements ayant été effectués avec des formes *bipunctata* sur lesquelles je n'avais pu vérifier préalablement l'effet de la sélection.

Quoique incomplets, les résultats acquis n'en sont pas moins instructifs et leur principal intérêt réside dans le fait que quelques-uns de ces croisements nous ont permis de réaliser la synthèse de formes peucédanoïdes rouges *bipunctata* très caractéristiques, lesquelles ne paraissent jamais avoir été observées dans la nature. Phénotypiquement, elles ressemblent aux f. *peucedani* et *athamanthae* normales, mais elles laissent voir par transparence non pas un, mais deux points sur l'aile postérieure, lesquels deviennent bien visibles chez les formes intermédiaires, lorsque le pigment rouge régresse vers la base de l'aile.

Deux mâles et une femelle présentant ce caractère sont reproduits sur la planche en couleurs, figures 37-39. Les deux points, bien visibles chez les premiers, correspondant au phénotype *athamanthae-intermedia*, n'apparaissent malheureusement pas avec toute la clarté désirable sur la reproduction. Ils sont par contre très nets sur la figure 15 qui représente l'un de ces deux individus.

La distinction des deux types peucédanoïdes *uni-* et *bipunctata* est généralement assez facile si l'on examine les ailes par transparence, l'emplacement de chaque point étant marqué par une petite tache claire. Cependant cette discrimination devient délicate au fur et à mesure que diminue le diamètre du deuxième point et il est probable qu'à la limite les deux génotypes ne peuvent être séparés par le seul examen visuel.

7. Résumé et discussion des résultats.

Tels qu'ils ont été exposés dans les pages précédentes, les résultats généraux de mes divers croisements sont suffisamment explicites pour que je puisse me dispenser de les discuter longuement. Je me bornerai donc, en les résumant, à formuler quelques brefs commentaires à leur sujet.

La différenciation du linnéon *Z. ephialtes* L. en quatre groupes parallèles résulte, avons-nous vu, de variations dans le métabolisme d'un pigment coloré, rouge ou jaune, et dans sa répartition sur les ailes, qui, suivant son intensité, conduit à deux types fondamentaux que relient une série de formes intermédiaires. Ces pigments, rouge et jaune, dont la nature chimique n'a, à ma connaissance, jamais été précisée chez les *Zygaena*, ne sont vraisemblablement que deux degrés d'oxydation d'un même composé et l'aptitude de l'insecte

à les former, dépendante de deux couples de gènes allélomorphes, est donc héréditaire. La présence dans l'organisme du gène R, à l'état homo- ou hétérozygote, conduit à la forme rouge, celle de r à l'état homozygote à la forme jaune et nous avons constaté, dans tous nos croisements, la dominance complète et constante du gène R sur r.

Mais ce pigment peut prendre chez certaines formes une couleur plus ou moins intermédiaire entre le rouge et le jaune, une teinte orange qui caractérise les f. *Prinzi* et *aurantiaca*, *pseudocoronillae* et *pseudotrigonellae*.

A ce propos, il convient de relever tout d'abord que la coloration du pigment rouge peut être sujette à variations durant la vie imaginale de l'insecte, sous l'effet des agents atmosphériques et que des formes rouges à l'éclosion peuvent prendre une teinte orange plus ou moins accentuée. Sur ce point les expériences de KITT (1912) sont particulièrement instructives. Dans la vallée d'Ötz (Tyrol autrichien), où ne volent que des peucédanoïdes et des éphialtoïdes rouges (donc homozygotes RR pour le caractère de coloration) des aberrations oranges ont été souvent observées, mais il s'agissait toujours d'individus « deren Rot unter den Einflüssen der Atmosphaerilen verändert wurde ». Pour en acquérir la certitude, KITT a, au début de la période de vol, marqué d'une incision de l'aile un certain nombre d'individus *peucedani* et *athamanthae* qu'il a retrouvés quelques jours plus tard modifiés en ab. *Prinzi* et *aurantiaca*. Ces pseudo-aberrations ne doivent cependant pas être confondues avec les vraies *Prinzi* et *aurantiaca* qui apparaissent oranges à l'éclosion [1]. Très rares dans la nature, ces dernières ont surtout été signalées de régions où volent à la fois des formes rouges et jaunes, notamment d'Autriche, de Bohême, de Podolie, etc. et BURGEFF (1921*b*) note qu'elles correspondent généralement à des individus faibles. Leur localisation géographique, comme aussi leur relation avec un certain état déficient de l'organisme, semblent témoigner en faveur de l'hypothèse exprimée par plusieurs auteurs qu'il

---

[1] Il est d'ailleurs probable que les deux catégories de ces intermédiaires que KITT confond sous un même nom se distinguent par le degré de leur coloration, les premières ne présentent pas la belle coloration orange que l'on observe chez les secondes. A propos de ces formes, HOLIK écrit: « Was in den Sammlungen unter diesem Namen steckt, sind meist verblasste oder etwas gelblich getönte Stücke. »

s'agit là d'hybrides chez lesquels, pour des causes individuelles, la dominance du rouge est incomplète.

Dans les croisements qui font l'objet de ce travail, aucune aberration orange caractéristique n'est apparue. Ainsi que je l'ai relevé plus haut, tous les hétérozygotes Rr furent nettement rouges et la variabilité de leur coloration ne dépassa pas en amplitude celle des individus homozygotes. De ce fait, je n'ai pu apporter aucune preuve qui confirme ou infirme l'hypothèse précitée.

Toutefois, en vue de recherches nouvelles, j'ai croisé en 1939 une ♀ *peucedani* issue d'un cocon des environs de Berlin (var. *borealis* Bgff) avec un ♂ *coronillae* capturé à Brançon près Martigny (var. *valesiaca* Bgff.). De cet élevage (102), auquel je n'ai pu vouer tous mes soins en raison de la mobilisation, sont éclos en 1940 six papillons hybrides peucédanoïdes. Quatre d'entre eux étaient franchement rouges, tandis que les deux autres (1 ♂, 1 ♀) présentaient une belle coloration orange, nettement intermédiaire entre le rouge et le jaune, et correspondaient à l'ab. *Prinzi.* En l'absence de formes éphialtoïdes jaunes dirécessives, avec lesquelles il eût été particulièrement intéressant de croiser ces deux individus aberrants, nous les avons mis en présence, mais sans résultat. Mâle et femelle n'ont manifesté aucune excitation, ni aucune attirance l'un pour l'autre.

Le problème de l'origine des formes oranges reste donc entier.

La répartition du pigment rouge ou jaune sur les ailes obéit également à un déterminisme génétique et nous avons vu que les deux types fondamentaux, éphialtoïde et peucédanoïde, correspondaient à des génotypes différents. Dans tous les élevages, la dominance du type peucédanoïde sur le type éphialtoïde fut nette et, considérée de façon globale, la transmission de ces caractères conforme au schéma du monohybridisme.

Dans l'état actuel de nos connaissances, les quatre phénotypes qui caractérisent les quatre groupes de formes principales peuvent donc correspondre, quant aux caractères considérés, aux génotypes suivants:

Peucédanoïdes	rouges:	PPRR, PpRR, PPRr, PpRr.
»	jaunes:	PPrr, Pprr.
Ephialtoïdes	rouges:	ppRR, ppRr.
»	jaunes:	pprr.

Ces formules permettent de prévoir quel sera le résultat du croisement de deux quelconques de ces quatre phénotypes. Il en ressort que la descendance de deux peucédanoïdes rouges peut comprendre les quatre phénotypes; que celle de deux peucédanoïdes jaunes ne peut se composer que de peucédanoïdes jaunes, ou de peucédanoïdes et éphialtoïdes jaunes; celle de deux éphialtoïdes rouges, d'éphialtoïdes rouges ou rouges et jaunes; tandis que les éphialtoïdes jaunes dirécessifs donnent toujours une descendance homogène.

A l'état pur, ces quatre phénotypes, correspondant à quatre génotypes bien définis, constituent quatre génovariations, quatre grandes races génétiques qui sont le résultat de l'évolution par mutation et hybridation d'un type primitif. Mais l'analyse génétique de l'espèce ne nous indique pas quelle est de ces quatre formes la plus ancienne. Avec Zeller (1844 et 1854), on peut cependant présumer, avec beaucoup de vraisemblance, que les formes peucédanoïdes rouges constituent la souche de l'espèce, leurs caractères se rapprochant le plus de ceux des espèces voisines du même genre. Dans ces conditions, le type éphialtoïde serait une mutation récessive du type fondamental peucédanoïde, la forme jaune une mutation également récessive de la forme rouge.

L'existence de formes jaunes, que les systématiciens cataloguent comme aberrations, n'est pas propre à l'espèce qui nous intéresse. Elle est au contraire un phénomène assez général au sein du genre *Zygaena* et presque chaque espèce présente une ou plusieurs ab. jaunes, généralement beaucoup plus rares et localisées que le type. Le gène de coloration RR se rencontre vraisemblablement chez tous les *Zygaena* et il est probable que, dans la majorité des cas, la forme jaune est, comme chez *Zygaena ephialtes*, une génovariation, récessive par rapport au type. Mais il serait du plus haut intérêt de le vérifier pour chaque espèce.

Par contre, l'existence de formes à pigment rouge ou jaune réduit, homologues des formes éphialtoïdes de *Z. ephialtes*, ne se manifeste chez aucune autre espèce du genre.

En ce qui concerne la variabilité numérique des taches des ailes, qui concourt à la différenciation des formes de chaque groupe, mes résultats, quoique très fragmentaires, ont cependant montré qu'elle résulte également de l'action de facteurs génétiques et j'ai pu établir que les caractères *uni-* et *bipunctata* sont mendéliens. Ce

fait m'a permis de réaliser la synthèse de formes peucédanoïdes rouges *bipunctata* auxquelles j'ai déjà fait allusion au chapitre précédent.

Je n'ai trouvé dans la littérature aucun renseignement qui permît de supposer que de telles formes aient été observées dans la nature. Comme nous avons affaire à un groupe dans lequel les plus subtiles variations sont cataloguées, on peut en conclure qu'elles n'y ont jamais apparu ou qu'elles ont échappé jusqu'à ce jour à l'attention des collectionneurs parce que rarissimes. Cette particularité trouve une explication logique dans le fait que les formes éphialtoïdes *bipunctata (Sophiae*, *Aemilii*, *flavobipunctata*, *Wutzdorffi)*, porteuses du gène B, d'ailleurs assez rares, sont en général isolées géographiquement des populations peucédanoïdes. Elles cohabitent cependant avec ces dernières en quelques régions, notamment en Bohême et en Moravie, mais la grande rareté des premières limite les chances de rencontre des deux gènes. C'est également le cas aux environs de Martigny; les peucédanoïdes rouges sont très rares au sein d'une population où dominent les éphialtoïdes rouges parmi lesquels les f. *Sophiae* et *Aemilii* sont fréquentes.

Il n'est donc pas exclu que les f. peucédanoïdes rouges *bipunctata* aient pu prendre naissance dans la nature et il suffirait qu'une modification dans la répartition actuelle des populations mît en contact, en assez grand nombre, les f. *peucedani* et *athamanthae*, avec les f. *Sophiae* et *Aemilii* pour qu'elles deviennent plus abondantes.

Il ressort de l'ensemble de ces constatations, que le groupe peucédanoïde rouge, auquel nous avons rattaché les deux f. *peucedani* et *athamanthae*, en comprend en réalité quatre rigoureusement homologues des quatre formes décrites du groupe éphialtoïde rouge. A *ephialtes* et *medusa* correspondent les f. *peucedani* et *athamanthae* typiques, à *Sophiae* et *Aemilii* deux formes que je désignerai sous les noms de *peucedani-bipunctata* et *athamanthae-bipunctata*, estimant inutile d'encombrer la systématique de l'espèce en leur donnant un nom spécial nouveau, la terminologie de Vorbrodt suffisant à les caractériser. Parallèlement aux formes intermédiaires décrites, peuvent exister des *Günneri-bipunctata* et *Metzgeri-bipunctata*. Le tableau I du début est donc à compléter comme suit pour les deux groupes de formes rouges:

	Six taches un point	Six taches deux points	Cinq taches un point	Cinq taches deux points
1er groupe	*ephialtes*	*Sophiae*	*medusa*	*Aemilii*
Formes intermédiaires	*Günneri*	*Günneri-bipunctata*	*Metzgeri*	*Metzgeri-bipunctata*
3me groupe	*peucedani*	*peucedani-bipunctata*	*athamanthae*	*athamanthae. bipunctata*

Les mêmes remarques sont naturellement valables pour les formes jaunes et il serait certainement tout aussi facile d'obtenir, par des croisements judicieux, des f. *icterica-bipunctata* et *aeacus-bipunctata* ainsi que toute la gamme des intermédiaires correspondants. De sorte que le linnéon *Z. ephialtes* représenté dans la nature par 12 formes principales pourrait l'être, en réalité, par 16 formes réparties en quatre groupes parallèles que relieraient huit formes intermédiaires entre les types peucédanoïde et éphialtoïde et huit formes oranges.

L'obtention de ces formes nouvelles peucédanoïdes rouges *bipunctata* met en évidence le rôle de l'hybridation comme facteur de l'évolution et le fait que plusieurs d'entre elles n'ont jamais été rencontrées dans la nature montre que, indépendamment de l'apparition de nouvelles mutations, les potentialités évolutives de l'espèce ne sont pas épuisées.

En résumé, si cette étude pose peut-être plus de questions qu'elle n'en résout, elle nous a permis d'apporter cependant quelques résultats précis et l'on peut déjà en conclure que la grande variabilité de *Z. ephialtes* résulte principalement de l'action de facteurs génétiques, l'influence du milieu ne jouant qu'un rôle secondaire dont il importera d'ailleurs de préciser l'ampleur.

TROISIÈME PARTIE

BIOGÉOGRAPHIE ET RÉSULTATS GÉNÉTIQUES.

Aucune étude d'ensemble n'ayant été publiée sur la biogéographie de *Zygaena ephialtes*, j'ai jugé utile de consacrer un chapitre à l'exposé de cette question, intéressante à envisager à la lumière des résultats génétiques. A l'aide de données éparses dans la littérature, complétées par les précieux renseignements que m'ont communiqués des collègues complaisants, j'ai dressé une carte de la répartition des quatre groupes de formes en faisant abstraction de la variabilité du nombre des taches dont le déterminisme nous est encore mal connu. Cette esquisse, qui n'a pas la prétention d'être complète, est une première contribution à l'analyse génétique des populations naturelles de l'espèce étudiée. Lorsque le patrimoine héréditaire de cette dernière, en particulier le déterminisme des caractères distinctifs des formes de chaque groupe, sera mieux connu, cette esquisse générale pourra être complétée par des travaux de détail du plus haut intérêt.

Je n'ai pu faire appel qu'à des données qualitatives, mais, envisagée sous cette forme, cette étude nous permettra cependant de faire quelques constatations importantes du point de vue génétique et évolutif.

1. La répartition géographique de *Zygaena ephialtes*.

Zygaena ephialtes est une espèce exclusivement paléarctique. Son aire de répartition s'étend des côtes de l'Atlantique et de la chaîne des Pyrénées aux plaines de l'Ukraine et de la Russie centrale, sur la plupart des pays d'Europe occidentale, centrale et méridionale. La limite nord de cette aire correspond à une ligne qui, partant du cours de la Loire, englobe la région parisienne jusqu'à Compiègne, passe au sud de la frontière

franco-belge et franco-luxembourgeoise et, de là, se dirige vers le nord-est par Coblence, Ludwigslust dans le Mecklembourg, pour atteindre la mer Baltique dans la région de Dantzig, qui est la station la plus septentrionale de l'espèce (54,7° lat. nord). De là, cette limite s'infléchit vers le sud-est en passant par Rastenbourg en Prusse orientale, Grodno en Pologne; elle contourne au sud la région des grands marais de Pinsk, passe par Kiwerce en Wolhynie, puis remonte vers le nord pour dépasser à nouveau le 54° de latitude nord à Kaluga (54,5°) situé à quelque 200 km. au sud-ouest de Moscou. A partir de cette localité, la limite est assez mal fixée et plus à l'est l'espèce ne m'est connue que dans les environs de Saratov, sur le cours de la Volga.

Au sud, *Z. ephialtes* se rencontre en France jusque dans la zone méditerranéenne et les Pyrénées, en Italie jusqu'aux environs de Naples, tandis qu'elle est absente de l'Espagne à l'exception de quelques stations pyrénéennes. Elle apparaît dans toute la péninsule balkanique où se trouvent les stations les plus méridionales: Corfou dans l'Adriatique (Musée de Vienne), le mont Athos sur la mer Egée (Holik, 1937) et l'île de Crête (Rebel, 1938). Plus à l'est, cette aire atteint à Varna et Balcic dans la Dobroudja, à Odessa en U.R.S.S., les rivages de la mer Noire.

Dans la vaste aire ainsi délimitée, la répartition de l'espèce est nettement discontinue. L'Insecte se rencontre surtout dans les lieux secs, généralement incultes (clairières, coteaux rocailleux, bord des chemins, etc.) où croît la plante-hôte. Il y constitue des populations d'importance variable, souvent très petites, et géographiquement isolées les unes des autres. Cette étroite localisation en un endroit déterminé est parfois très frappante et l'on connaît certaines stations qui ne comprennent que quelques centaines de m^2. Bien que le biotope y soit apparemment identique sur une assez vaste surface, année après année le papillon ne se rencontre que sur un espace très restreint.

Chacune de ces populations, entre lesquelles les échanges paraissent être peu fréquents, conserve une certaine autonomie, évolue pour soi, et les particularités de cette répartition expliquent la grande variabilité géographique de *Z. ephialtes*. Les caractères et la composition de chaque population sont le résultat de la mutation, de la sélection qui élimine les génotypes mal adaptés au biotope et du hasard qui, ainsi que l'ont montré les études théoriques des

auteurs américains (v. DOBZHANSKY, 1937), joue un grand rôle comme facteur de l'évolution des petites populations.

2. LA RÉPARTITION DES FORMES PRINCIPALES DE *Z. ephialtes*.

Les représentants des quatre groupes de formes de *Z. ephialtes* se distinguent non seulement par leurs caractères morphologiques extérieurs, mais également par certaines particularités physiologiques, notamment par leur valence écologique [1]. Elles ont, de ce fait, des habitats différents, quoique chevauchants en maintes régions. Ainsi que le montre la carte, les populations de l'espèce se divisent en deux grands complexes, l'un à faciès peucédanoïde au nord, l'autre à faciès éphialtoïde au sud. Les formes peucédanoïdes rouges bidominantes (PR) peuplent à l'état homozygote, avec parfois une faible hétérozygotie, de nombreuses stations disséminées dans la large zone qui occupe le Nord de l'aire spécifique et dont la limite sud correspond à peu près à la bordure des Alpes et des Carpathes, la Bohême en étant exclue. Elle s'étend ainsi sur le centre et l'est de la France, le Jura suisse, une grande partie de l'Allemagne et de la Pologne, l'Ukraine et la Russie centrale.

Des populations exclusivement éphialtoïdes, rouges ou jaunes, se rencontrent dans le sud de la Suisse (Valais, Tessin) et de la France (Alpes maritimes, Pyrénées), en Italie, dans la péninsule balkanique, dans les plaines de Hongrie, de la Roumanie et le sud de la Russie.

A l'ouest, les formes peucédanoïdes et éphialtoïdes sont en contact dans quelques stations au sud de la France et en Savoie, au nord de l'Italie et dans le sud de la Suisse, notamment aux environs de Martigny et dans le Val Calanca; plus à l'est, leurs habitats chevauchent largement et les formes éphialtoïdes rouges et jaunes cohabitent avec les formes peucédanoïdes rouges, s'hybrident avec elles, donnant naissance à des populations mélangées plus ou moins complexes où apparaissent également les formes intermédiaires, et ce n'est qu'au sein de ces populations que l'on rencontre de façon constante les rares et belles formes peucédanoïdes jaunes, *icterica*

---

[1] La notion de « valence écologique » a été formulée en 1924 par le biologiste allemand HESSE, qui désigne par là « die Weite des Spielraums (Amplitude) der Lebensbedingungen, innerhalb deren eine Tierart heute lebt » (REINIG, 1938).

et *aeacus*. De telles populations volent en Bohême centrale, en Basse-Autriche, en Moravie, en Styrie, en Slovaquie, en Galicie aux environs de Lemberg, en Hongrie, en Podolie, en Bukovine et en Transylvanie.

D'après Rebel (1904), l'espèce existe aussi en Asie occidentale et en Sibérie; mais je ne possède pas de données précises sur les formes que l'on rencontre dans ces régions.

Après cette brève introduction, examinons, avec un peu plus de détails, quels sont les particularités de cette répartition géographique dans les divers pays qui composent l'habitat de l'Insecte.

France. — Dans les Pyrénées-Orientales, l'Ariège et les Alpes-Maritimes, les éphialtoïdes rouges forment des populations pures, représentées surtout par la f. *medusa*, le type y étant très rare. Aux environs de Digne, au Pont du Gard, à Florac-Le Rosier en Lorèze et dans la vallée de l'Isère, aux environs de Brides-les-Bains et Moûtiers, volent à la fois des formes peucédanoïdes et éphialtoïdes rouges. Elles s'y hybrident et l'on y voit apparaître des formes intermédiaires. Je possède de Digne une belle f. *Metzgeri* ♂. Partout ailleurs on ne rencontre, en France, que des peucédanoïdes rouges représentés par les f. *peucedani* et *athamanthae*. Elles ont été signalées d'un certain nombre de stations éparses sur le territoire de ce pays, jusqu'à la Loire à l'ouest, au nord de Paris dans le centre, au Rhin à l'est. Les stations actuellement connues sont énumérées par Lhomme (1923-35) et il est probable qu'un exploration plus méthodique du pays permettrait d'en augmenter le nombre.

Les formes jaunes, ainsi que les f. *Sophiae* et *Aemilii* ne sont pas connues en France.

Suisse. — *Zygaena ephialtes* est répartie en Suisse dans deux régions très nettement distinctes, de part et d'autre du Plateau.

De Genève à Bâle, s'échelonnent une série de stations où ne volent que des f. peucédanoïdes rouges constituant des populations qui, biogéographiquement, se rattachent à celles de la France centrale et de l'Allemagne occidentale.

Dans le bassin genevois, dont la faune lépidoptérologique nous est actuellement bien connue, grâce à l'activité d'une pléiade d'entomologistes, l'Insecte, représenté par ses f. *peucedani* et *athamanthae*, vole en plusieurs localités, les unes sur territoire suisse, les autres plus nombreuses sur territoire français. On le rencontre

en particulier au pied du Vuache (Arcine), du Salève (Crevin, Veyrier), des Voirons en Haute-Savoie; au Signal de Bernex et à Versoix sur territoire genevois; puis à Crozet et à Thoiry dans le département de l'Ain (coll. Blachier et Reverdin, Musée de Genève, coll. Lacreuze).

Dans le canton de Vaud, cinq stations nous sont actuellement connues. Deux se trouvent aux environs de Nyon; au nord-est du village de Cheserex et près du hameau de Promenthoux (coll. Matthey et de Beaumont). La troisième, que j'ai repérée en 1938, est située au bord du lac Léman, à mi-chemin entre le débarcadère de Saint-Sulpice et l'embouchure de la Venoge. Dans le massif du Mormont, près d'Eclépens, *peucedani* et *athamanthae* volent assez nombreux dans le petit vallon situé entre les deux tunnels du chemin de fer, une station bien connue des entomologistes. Enfin, la f. *peucedani* a été signalée par Rougemont des environs d'Yverdon, où elle ne serait « point rare », mais j'ignore où se trouve exactement cette station et si elle existe encore.

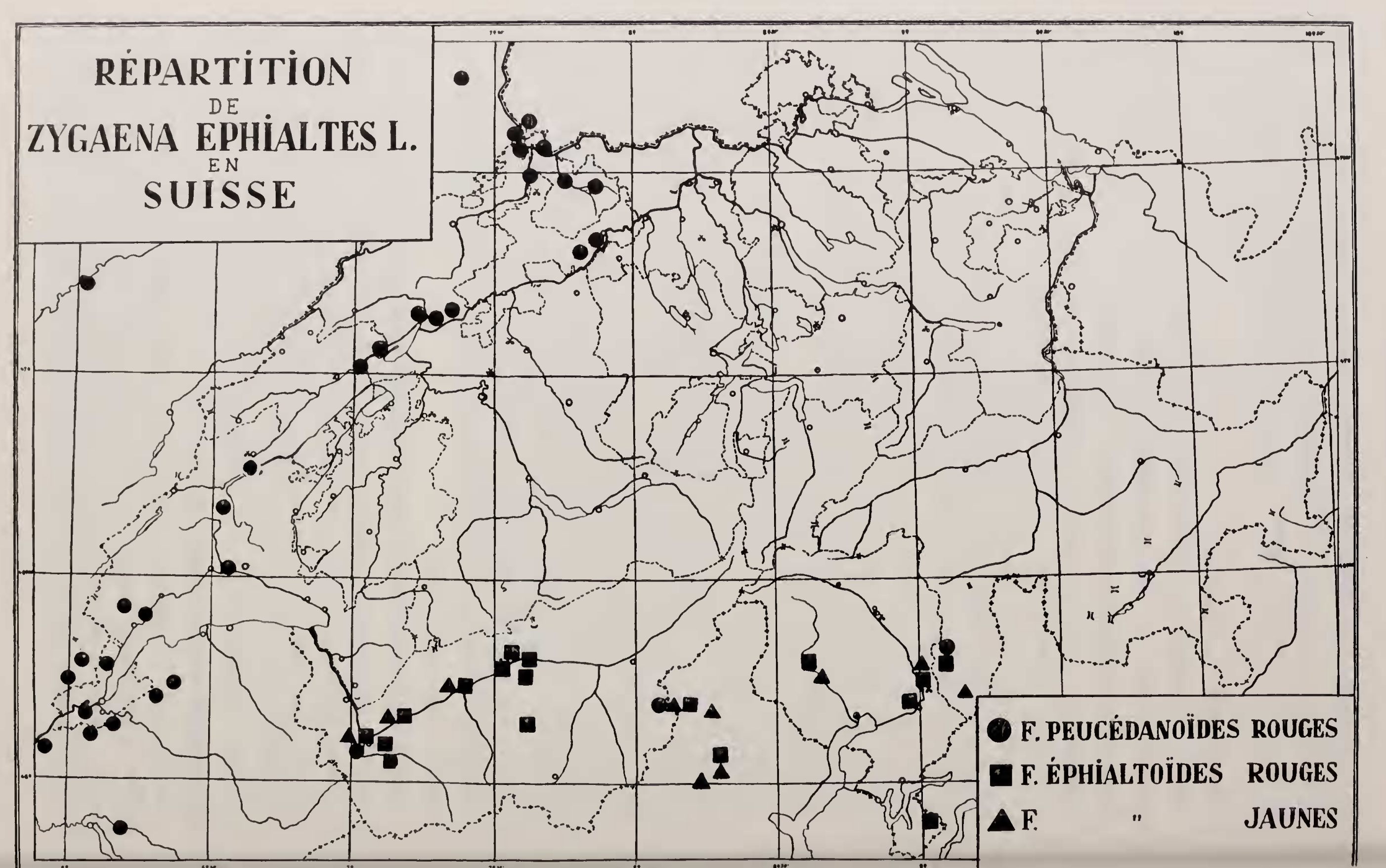
Plus à l'est, sur le versant sud de la chaîne du Jura, les peucédanoïdes rouges se rencontrent à Saint-Blaise (Rougemont, Vorbrodt), à Neuveville, Bienne et environs (coll. Benteli, Rätzer, Vorbrodt) (Mus. Berne), près d'Olten, à Egerkingen et Hägendorf (Müller, 1917/21).

Sur l'autre versant du Jura, ces mêmes formes volent en plusieurs stations du canton de Bâle: Bâle et environs (coll. Honneger, Staehelin, Mus. Bâle), Liestal (Müller, Handschin), Arlesheim (Frey, 1880) auxquelles font directement suite vers le nord les stations d'Alsace (v. Peyerhimhof, 1880) et du Grand-Duché de Bade (v. Reutti, 1898).

La deuxième région dans laquelle apparaît *Z. ephialtes* comprend les cantons du Valais et du Tessin, ainsi que le Val Calanca et les populations qui y volent se rattachent au complexe méridional éphialtoïde. Elles sont dans la plupart des stations composées ou de formes éphialtoïdes rouges ou jaunes pures, ou d'un mélange des deux. En deux ou trois localités, des peucédanoïdes rouges ont été signalés en très petit nombre.

En Valais, l'espèce se rencontre sur les coteaux ensoleillés de la région inférieure, jusqu'à 1200 mètres (Favre, 1899); la station la plus connue est située aux abords de la ville de Martigny, sur la colline que dominent les ruines du château de la Bâtiaz, le

Fig. 16. — Répartition de *Zygaena ephialtes* en Suisse.



long des chemins de vigne ou dans les places incultes jusqu'au-dessus de Plan-Cerisier. Cette population est essentiellement composée d'éphialtoïdes rouges représentés par les quatre formes et c'est la région de l'aire où les f. *Sophiae* et *Aemilii* sont les plus fréquentes. Sporadiquement apparaissent des éphilatoïdes jaunes et des peucédanoïdes rouges, ces derniers d'une si grande rareté que Favre (1899) ne les signale pas de Martigny. Burgeff (1914), qui possède une riche collection de *Z. ephialtes* de cette région, note la proportion de 1 *peucedani* pour 275 individus. Matthey y a capturé un ♂ *peucedani* en 1930.

Sur la rive droite du Rhône, de Follaterres à Sion, plusieurs stations sont connues dont les populations se distinguent de la précédente par l'absence de peucédanoïdes rouges et par une fréquence plus grande des éphialtoïdes jaunes. Très rares à Martigny, ces dernières sont assez fréquentes dans les stations que l'on a repérées à Brançon, Fully, Saillon et près de Sion et Savièze. Elles disparaissent complètement en aval de Sion et les populations de Loèche, la Souste, Varone, de Zinal, Niouc et Susillon en Anniviers ne comprennent que des éphialtoïdes rouges. C'est également le cas dans quelques localités du Valais central, notamment à Sembrancher, Chemin, Salins.

Sur le versant méridional du Simplon, en particulier à Gondo-Iselle et dans plusieurs localités des vals Anzasca et Vedro, volent des populations où dominent les f. éphialtoïdes jaunes, seules représentées dans les collections de Reverdin et Blachier qui ont à plusieurs reprises exploré cette région. Cependant, d'anciens entomologistes (Frey, 1880) y ont signalé la présence d'éphialtoïdes rouges, notamment à Gondo et Crevola. D'autre part, d'après le même auteur, la f. *peucedani* aurait été capturée « au Simplon », mais la présence de cette forme demanderait à être confirmée.

Aux Grisons, l'espèce, représentée par les f. peucédanoïdes et éphialtoïdes rouges, vole dans le val Calanca (Vorbrodt, 1931), tandis que des éphialtoïdes jaunes m'ont été signalés de Grono par Burgeff.

Dans le Tessin, on ne rencontre que des éphialtoïdes rouges et jaunes. Les premières constituent des populations pures en plusieurs stations (Monte Carosso, Monte Generoso, Bellinzone), tandis que des populations mixtes volent dans le Val Maggia et à Castione (Vorbrodt 1931).

Allemagne. *(Ancien Reich) :* Le territoire de l'ancien Reich, dans ses limites d'avant 1938, est presque tout entier compris dans la zone des populations peucédanoïdes rouges. De nombreuses stations sont actuellement connues, de la Forêt Noire et des derniers contreforts des Alpes de Bavière jusqu'à la limite nord de l'aire que nous avons par ailleurs précisée. Aux stations jurassiennes suisses, font directement suite, sur la rive droite du Rhin, de Bâle à Mayence, une série de stations qui sont la réplique de celles que Peyerhimhoff (1880) a signalées en Alsace. Elles s'échelonnent sur les collines qui dominent la plaine, dans le Grand-Duché de Bade (Reutti 1898), en Hesse et sur les deux rives du fleuve, dans la province rhénane, jusqu'à Coblence (coll. Burgeff). L'espèce est abondante en Wurtemberg, notamment dans le Jura de Souabe (Schneider, 1937), en Bavière, aux environs de Munich (Osthelder, 1932), de Wurzbourg, Ratisbonne (Burgeff in litt.) et en plusieurs localités de Franconie. Elle apparaît encore en Thuringe, en Saxe, en Silésie, ainsi que dans les plaines de l'Allemagne du nord, en Brandebourg aux environs de Magdebourg, de Berlin (nombreuses stations), de Francfort s/Oder, en Mecklembourg à Neustrelitz et Ludwigslust (Holik, 1939), en Poméranie aux environs de Danzig et en Prusse orientale à Osterode, Willenbourg, Rastenbourg (Holik, 1939). Ces populations sont caractérisées par une prédominance numérique très nette de la forme *peucedani* Esp., particulièrement marquée dans le nord où la f. *athamanthae* n'apparaît que comme individus isolés.

En quelques localités, notamment dans le Jura de Souabe (Schneider, 1937), aux environs de Munich (Osthelder, 1932), de Dresde (1905) et de Iéna (Burgeff, in litt.), dans plusieurs localités de Silésie (Wocke, 1872) et en Prusse aux environs de Magdebourg et de Berlin (Burgeff, in litt.), ont été capturés quelques rares individus de la forme typique *ephialtes*, souvent en un seul exemplaire. Ces apparitions sporadiques dans des régions où l'on ne rencontre habituellement que des peucédanoïdes rouges ont suscité l'étonnement des collectionneurs. Pour le généticien, elles attestent tout simplement la présence dans ces populations du gène p. En raison de sa très faible fréquence, il s'y maintient surtout à l'état hétérozygote et il faut la rencontre fortuite de deux individus Pp pour qu'apparaisse dans leur descendance des éphialtoïdes rouges.

Les formes jaunes ne sont à ma connaissance connues dans l'ancien Reich qu'en un seul point, aux environs de Zittau en Saxe, où volent des peucédanoïdes rouges et jaunes et des éphialtoïdes jaunes.

Bohême. — Les *Zygaenidae* de Bohême ont fait l'objet d'une étude détaillée de la part de Holik (1929) qui a donné une liste complète des stations connues à cette date de *Z. ephialtes*. Ces stations sont répandues dans presque tout le pays, à l'exception des montagnes qui le bordent. Les quatre groupes de formes y sont représentés, mais la composition des populations varie considérablement d'un point à l'autre.

En Bohême centrale, elles se composent de 30-40% d'éphialtoïdes et 60-70% de peucédanoïdes. Dans les Mittelgebirge, la proportion des premières s'abaisse à 10-15%; elle diminue progressivement vers l'est et l'ouest et atteint 1-2% à peine, à Liboch d'une part, à Welchau d'autre part (Holik). Les formes jaunes, *trigonellae* et *coronillae*, *icterica* et *aeacus*, ne se rencontrent régulièrement, mêlées aux formes rouges, qu'aux environs de Prague et dans les « Mittelgebirge ». Il est intéressant de noter que les peucédanoïdes jaunes y sont en général très rares et n'apparaissent relativement nombreuses que certaines « bonnes années ». Ce fut le cas en 1917, 1919 et 1921 (Holik). Partout ailleurs en Bohême et dans la région des Sudètes ne volent que des formes rouges, peucédanoïdes pures ou peucédanoïdes et éphialtoïdes mélangées. Leur répartition est indiquée sur la carte.

Autriche — Moravie: En Haute-Autriche, dans le Salzbourg et dans le Tyrol l'espèce est, comme dans le sud de la Bavière, essentiellement représenté par les f. peucédanoïdes rouges *(peucedani*, *athamanthae)* qui constituent des populations pures dans plusieurs localités ainsi que dans le nord de la Styrie (Mariazell, env. de Thörl). Dans la vallée de l'Inn, où *Z. ephialtes* est fréquente de Landeck à Tratzbourg, dans la vallée latérale de d'Otz et près de Salzbourg, on a capturé à plusieurs reprises en petit nombre des éphialtoïdes rouges (Osthelder 1932, Kitt 1912). Plus à l'est, le complexe peucédanoïde rouge du nord entre largement en contact avec le complexe méridional des formes éphialtoïdes rouges et jaunes, et une zone s'étendant, en direction du sud-est, de la Haute-Silésie jusqu'en Styrie et en Carinthie, est caractérisée par des

populations très mélangées dans lesquelles se trouvent représentés, à des fréquences variables, les quatre groupes de formes principales. Des formes intermédiaires résultant de l'hybridation de ces dernières y apparaissent régulièrement.

Les peucédanoïdes et éphialtoïdes, rouges et jaunes, volent ensemble dans l'ouest et le nord de la Moravie à Mähr.-Trübau, Olmütz, Neutitschein (Skala, 1912), en Basse-Autriche dans la Wachau, en plusieurs localités de Krems jusqu'aux environs de Vienne, à Neuhaus et Saint-Aegyd dans le sud de la province (Musée de Vienne) et en Styrie (voir Hofmann et Klos, 1926). En Carinthie, dans le Lavantal, volent encore des populations mélangées caractérisées cependant par l'absence de peucédanoïdes jaunes, tandis que plus au sud, aux environs de Pörtschach, on ne rencontre que des éphialtoïdes rouges et jaunes où dominent les formes à cinq taches (Wagner, 1900).

Dans le sud de la Moravie, les populations sont essentiellement éphialtoïdes avec prédominance du type jaune; cependant, en quelques stations, apparaissent de rarissimes f. peucédanoïdes. Au Mont Polau, actuellement rattaché à la Basse Autriche, les éphialtoïdes rouges forment au plus 2% de la population et, parmi des centaines d'individus, Holik (1937) cite n'avoir observé qu'un seul peucédanoïde rouge. A l'est de Vienne, dans la «Wienerbecke», les populations sont également 100% éphialtoïdes, rouges et jaunes, ou jaunes pures comme c'est le cas à Fischamend, près de Vienne, localité d'où proviennent les souches de mes élevages.

Ancienne Pologne. U.R.S.S. — Les peucédanoïdes rouges constituent des populations pures dans la plupart des stations que l'on a repérées dans le nord, le centre et le sud-est de l'ancienne Pologne (voir Holik, 1939). Les f. *ephialtes* et *medusa* ont été capturées en très petit nombre dans deux stations des régions précitées, à Lomza (act. U.R.S.S.) près de Lodz et, en Silésie, à Katowitz et Tarnowitz. Holik relève dans cette dernière région la présence, très rare, de la f. *aeacus*.

Des populations de composition analogue à celle de la Pologne centrale volent dans le nord de l'Ukraine, en particulier près de Zitomir, de Kiev, de Tchernigow (Holik, 1937, 1939). D'après Scheljuzhko, cité par Holik (1937), les formes *peucedani* et *athamanthae* sont répandues et très fréquentes dans le gouvernement

de Kiev. La forme-type *ephialtes* n'y a pas été observée, par contre la f. *medusa* y apparaît sporadiquement. Les f. jaunes y sont rarissimes. Dans la Russie centrale, les peucédanoïdes rouges remontent jusqu'aux environs de Moscou où ils constituent des populations pures.

Dans le sud-est de la Galicie, en Podolie et en Bukovine, nous retrouvons comme en Bohême, en Moravie et en Basse-Autriche des populations très mélangées. Dans quelques localités n'apparaissent que des peucédanoïdes rouges, dans d'autres une proportion plus ou moins forte d'éphialtoïdes rouges se mêlent aux précédentes, tandis qu'aux environs de Lemberg en Galicie, de Zaleszczyki et Kamenetz-Podolsk, sur le cours du Dniestr en Podolie, et de Czernovitz en Bukovine sont représentés les quatre groupes de formes principales (Holik, 1937, 1939; Hormuzaki, 1897). Vers l'est et le sud, les f. peucédanoïdes diminuent et seules subsistent dans le sud de l'Ukraine les f. éphialtoïdes rouges et jaunes.

Slovaquie, Hongrie, Roumanie. — Les formes peucédanoïdes rouges se rencontrent encore en plusieurs points au sud de la chaîne des Carpathes.

En Slovaquie, Holik (1937) signale la présence des quatre groupes de formes à Strecsno, dans la Fatra Mineure. Sur le cours inférieur du Waag près de Pistyan, à Poprad situé à l'est de la Tatra, ainsi qu'à Tisovec et Murany dans les Montagnes Ferrugineuses, n'existent que des éphialtoïdes, jaunes purs dans ces deux dernières stations, jaunes avec une faible proportion de rouges dans les premières.

En Hongrie, les formes peucédanoïdes rouges se rencontrent seules près de Klausenbourg (f. *peucedani*, Czekelius, 1898), mêlées aux f. éphialtoïdes aux environs de Budapest (Burgeff). Par contre, dans toute la Hongrie centrale, ne volent que des éphialtoïdes jaunes, *coronillae* et *trigonellae* (Daniel et Kolb, 1930).

En Roumanie sont représentés les quatre groupes de formes dans des proportions très variables suivant les régions. Les peucédanoïdes rouges forment des populations pures à Elopatak *(peucedani)* et au Rotenturmpass *(peucedani* et *athamanthae)* en Transylvanie (Czekelius, 1898). A Comanesti, en Moldavie, Caradja (1895-96) a relevé la présence des trois formes *athamanthae*, *medusa* et *trigonellae*, tandis que les quatre groupes sont représentés à Nagyàg en Transylvanie (Czekelius, 1898) et aux environs de Bucarest (Fleck, 1899, 1902; Salay, 1910). Dans toutes les autres stations

connues de Roumanie ne volent que des éphialtoïdes rouges purs (Mehely, Kronstadt) ou rouges et jaunes mélangées (Neamtz, Grumanesti, Hango, Costicha, Slanic, Dulcesti en Moldavie, Hermannstadt en Transylvanie, Herkulesbad à la frontière serbo-roumaine, et dans la Dobroudja). La plupart de ces populations sont caractérisées par une prédominance très marquée des f. *quinquemaculata* et l'absence de f. *bipunctata.*

Péninsule balkanique (Bulgarie, Yougoslavie, Albanie, Grèce). — Dans les quatre pays sus-mentionnés ne volent que des formes éphialtoïdes rouges et jaunes qui constituent tantôt des populations pures, tantôt des populations mélangées. Les éphialtoïdes jaunes se rencontrent seuls aux environs de Belgrade *(coronillae, trigonellae,* Gradojevič in litt.), en Bosnie-Herzégovine *(trigonellae,* Rebel, 1904), en Dalmatie *(coronillae)* et en Croatie-Slavonie *(trigonellae* prédominante, Rebel, 1904).

D'Albanie et du Monténégro, Rebel et Zerny (1934), ne signalent que la f. *medusa* qui apparaît également seule dans quelques stations serbes et bulgares, Monastir (Rebel), Rtanj (Musée de Vienne), Miroč Planina, Ribarska Banja (Gradojevič in litt.), environs du cloître Kalofer (Drenowsky), Roustchouk (Rebel, 1903), ainsi qu'au Mont Athos, en Grèce (Holik, 1937), tandis que des populations rouges et jaunes sont connues de Macédoine (pl. stations, voir Rebel et Zerny, 1934), des environs de Sofia et Slivno (Rebel, 1903) et de la Côte d'Argent, dans le sud de la Dobroudja (Caradja, 1930).

Italie. — Les conditions de la répartition de *Z. ephialtes* en Italie présentent de grandes analogies avec celles que je viens de décrire pour les Balkans. Cependant, dans trois vallées alpines du Piémont, à Champoluc et Cogne dans le val d'Aoste, dans le val di Stura et dans le val di Susa, Rocci (in litt.) a constaté la présence de la f. *peucedani* qui se maintient ainsi en quelques points — en Suisse au Simplon (?) et au val Calanca — sur le versant méridional des Alpes.

Partout ailleurs, en Italie, n'existent que des formes éphialtoïdes. Les deux types de coloration sont surtout représentés dans le Piémont et la Lombardie où ils apparaissent suivant les localités en populations pures ou mélangées. Les éphialtoïdes jaunes purs *(coronillae* et *trigonellae)* m'ont été signalés, par Rocci, de Ceva

et Orméa dans les Alpes de Ligurie et des bords du lac Majeur. Blachier et Reverdin, dont les collections sont au Musée de Genève, n'ont récolté que ces formes dans le val Vedro et le val Anzasca, sur le versant méridional du Simplon. Les éphialtoïdes rouges (*ephialtes* et *medusa*) seuls ont été observés à Voltaggio dans les Alpes de Ligurie, à Alexandrie, à Gerola Alta dans la Valteline (Rocci) et à Palazzolo sull'Oglio près de Brescia (Verity), tandis que les deux groupes sont représentés aux environs de Turin et au Montferrat au Piémont, à Turbigo Ticino en Lombardie (Rocci).

Dans le Tyrol méridional (Venezia Tridentina), les populations sont 100% éphialtoïdes jaunes et l'on y connaît de nombreuses stations dans les vallées jusqu'à 1000 m. d'altitude: Merano, Bolzano, Trente, etc. (Dannehl, 1929). En Istrie, aux formes jaunes, observées aux environs de Fiume, Trieste, Montefalcone (Musée de Vienne) se mêlent des formes rouges qui m'ont été signalées notamment des environs de Trieste (Musée de Vienne).

Enfin, l'espèce est assez largement représentée dans la partie péninsulaire de l'Italie et les stations actuellement connues, pour la plupart localisées dans la chaîne des Apennins, se rencontrent jusque dans la Campanie, non loin de Naples. Si l'on fait exception d'une petite station située aux portes de la ville de Florence et dans laquelle Verity (in litt.) n'a trouvé durant plusieurs années que la f. *medusa*, seules les f. éphialtoïdes jaunes ont été observées dans cette partie du pays. Elles m'ont été signalées en Emilie, de Bologne (Curo), du Monte Grande (Dannehl), Bobio val Trebia (Rocci), Santa Maria del Taro (Rocci); dans la Marche, de Camerino (Verity); dans l'Apennin toscan du Monte Prato Fiorito s/Lucques (Verity), de Gavinana Pistoiese et Pontremoli (Rocci); du Gran Sasso et du Monte Sirente dans les Abruzzes (Burgeff); des Monts Sabins (Burgeff); de Atina (Turati), Monte Arunci (Rostagno) et de la vallée del Fioio (Rostagno) dans le Latium; enfin, du Monte Mainarde et de la Villa Lantina dans la province de Caserte (Verity). Ces diverses populations sont caractérisées par la présence des deux f. *coronillae* et *trigonellae* auxquelles se mêlent, dans quelques stations, notamment dans le Latium, les f. *flavobipunctata* et *Wutzdorffi* totalement absentes de la péninsule balkanique. Les deux formes rouges correspondant à ces dernières, *Sophiae* et *Aemilii*, fréquentes en Valais aux environs de Martigny, n'ont jamais été capturées en Italie.

3. — Remarques générales, le cas des formes peucédanoïdes jaunes.

Ce rapide aperçu biogéographique et l'examen des cartes mettent en évidence la grande hétérogénéité génétique des populations naturelles de *Z. ephialtes*, laquelle nous apparaîtrait de façon plus frappante encore si nous avions pu présenter des données numériques précises sur la fréquence relative des principales formes.

Il en ressort cependant que des quatre groupes fondamentaux, trois constituent des types privilégiés et abondants, le quatrième un type peu vigoureux, rare et très localisé.

Alors que les f. peucédanoïdes rouges (PR) d'une part, les f. éphialtoïdes rouges (pR) et jaunes (pr) d'autre part sont répandues sur de vastes territoires, les premières dans la partie septentrionale de l'aire de l'espèce où elles sont avantagées par la sélection naturelle, les autres dans sa partie méridionale, et que ces trois types constituent chacun en plusieurs régions de leurs aires respectives des populations pures, des biotypes, les peucédanoïdes jaunes (Pr) sont très étroitement localisés et ne se rencontrent qu'au sein de populations mélangées. Bien plus, on ne les voit apparaître régulièrement, mais toujours rares, que dans les régions où volent à la fois des éphialtoïdes jaunes et des peucédanoïdes rouges, respectivement porteurs des gènes P et r et capables, en s'hybridant, de leur donner naissance. Nous avons vu qu'elles apparaissent dans de telles conditions aux environs de Prague et dans les « Mittelgebirge » en Bohême, à Zittau en Saxe, dans plusieurs stations de Haute-Silésie, de Moravie, de Basse-Autriche et de Styrie, à Strecsno en Slovaquie, à Lemberg en Galicie, Nagyàg en Transylvanie, près de Bucarest, en Podolie et en Bukovine. La relation existant entre leur présence et celle des deux types précités nous est apparue partout de façon frappante et plus particulièrement en Transylvanie. Dans son étude critique sur la faune lépidoptérologique de ce pays, Czékelius (1898) cite *Z. ephialtes* de six localités suffisamment éloignées les unes des autres pour que les populations de l'espèce puissent y être considérées comme complètement autonomes. Or, des peucédanoïdes jaunes (f. *aeacus)* n'ont été signalés que de Nagyàg, la seule localité où l'on avait observé des peucédanoïdes rouges et des éphialtoïdes jaunes.

D'autre part, les observations de Holik (1929) relevées plus haut (voir p. 75) et concernant la fréquence relative de ces formes peucédanoïdes jaunes en Bohême mettent en relief leur grande sensibilité aux facteurs climatiques.

Il semble ressortir de ces constatations que le type peucédanoïde jaune ne se maintient dans la nature que dans la mesure où il peut être recréé à chaque génération par la recombinaison des gènes P et r qui persistent au sein de la population dans les formes peucédanoïdes rouges et éphialtoïdes jaunes. Si une modification dans la répartition actuelle de ces dernières devait aboutir à la séparation de leurs aires respectives, elle entraînerait vraisemblablement la disparition totale de ce type peucédanoïde jaune.

Nous avons vu que ce dernier peut exister sous les formes génotypiques, PPrr et Pprr, mais nous ignorons si toutes deux se rencontrent dans la nature. Il serait intéressant de le vérifier dans les diverses stations où ce type est connu.

4. Les races géographiques.

La subdivision de *Z. ephialtes* en un certain nombre de races géographiques se heurte, comme le remarque Burgeff (1914), à de grandes difficultés. Cependant, plusieurs auteurs ont tenté de surmonter ces dernières et nous énumérons ci-après les races qui ont été décrites jusqu'ici en précisant dans chaque cas leur localisation.

Z. ephialtes:

race typique Bgff.	Basse-Autriche, Hongrie.
= ssp. *pannonica* Holik (p.p.)	
var. *borealis* Bgff.	Plaines de l'Allemagne du nord, montagnes de l'Allemagne centrale.
var. *baltica* Holik	Prusse orientale.
= sous-race de *borealis*.	
var. *bohemica* Reiss	Bohême centrale.
var. *kiewensis* Reiss	Ukraine.
var. *fatrica* Holik	Slovaquie.
var. *styria* Bgff.	Haute-Autriche, Styrie.
ssp. *albaflavens* Vérity	Italie centrale.
var. *meridionalis* Bgff.	Tyrol italien, Balkans.

var. *valesiaca* Bgff.	Valais, env. de Martigny.
ssp. *pannonica* Holik	Bassin pannonique.
ssp. *podolica* Holik	Podolie.
ssp. *strandi* Obraztzov	Sud de la Russie.
ssp. *chalkidikae* Holik	Chalcidique (Grèce).

Ces diverses races géographiques, dont la validité est déjà discutable du point de vue strictement systématique, sont d'un médiocre intérêt pour l'étude du problème de l'espèce et de sa variation. Etablies d'après les méthodes de la taxonomie ordinaire, que Richards (1938) oppose à la taxonomie analytique, et après examen de collections plus ou moins importantes, souvent limitées à quelques dizaines d'individus des régions considérées, quand ce n'est pas moins, leurs diagnoses sont très imprécises et définissent de façon vague et imparfaite les caractères des races auxquelles elles se rapportent. D'ailleurs, les auteurs sont loin d'être tous d'accord lorsqu'il s'agit de préciser les limites des sous-espèces ou variétés décrites et ces divergences mettent en évidence les difficultés du problème qui, dans le cas particulier, tiennent bien plus à la nature du polymorphisme de l'espèce qu'aux méthodes elles-mêmes.

En effet, la fréquence des diverses formes et les autres caractères distinctifs envisagés par les auteurs (intensité de la pigmentation, dimensions des taches et des ailes, etc.) sont si variables qu'il n'est pas possible de grouper les populations naturelles en unités biogéographiques bien définies et suffisamment distinctes les unes des autres pour que l'on puisse les considérer comme de bonnes sous-espèces. Le polymorphisme de *Z. ephialtes* présente de grandes analogies avec celui des gastéropodes terrestres du genre *Cepea* et, comme ces derniers, notre papillon rentre dans la catégorie de ce que Cuénot (1936) désigne sous le nom d'espèce collective. C'est un vaste linnéon qui renferme un certain nombre de mutants et de combinaisons homo- et hétérozygotes dont la fréquence dans les diverses populations — qui, elles, constituent les véritables unités biogéographiques de l'espèce — est due à l'action de plusieurs facteurs évolutifs. Et ce n'est pas en créant des races nouvelles d'après l'examen de papillons conservés en collections que l'on progressera dans la connaissance de la variabilité et de l'évolution de cette intéressante espèce. Persévérer dans la voie

suivie jusqu'à maintenant ne fait que rendre plus confuse la systématique de cette dernière sans grand bénéfice pour la science [1]. A vrai dire, tout le problème de la variabilité géographique de *Z. ephialtes* est à reprendre et des progrès ne seront réalisés qu'en s'inspirant de méthodes modernes (voir DOBZHANSKY, 1937, RICHARDS, 1938). « C'est une étude écologique entreprise du point de vue génétique qui est nécessaire » (STURTEVANT, 1936).

En terminant ce travail, nous voulons espérer que la contribution expérimentale que nous avons apportée à l'étude du patrimoine héréditaire de *Zygaena ephialtes* suscitera de nouvelles recherches qui permettront d'approfondir nos connaissances, encore très fragmentaires, et d'aborder ensuite, avec un réel profit pour la science, l'analyse des populations naturelles.

---

[1] A ce propos, le récent essai de REISS (1940) n'apporte aucune solution satisfaisante. Partant de l'idée que les principales formes de *Z. ephialtes* ont été décrites par les anciens auteurs comme de bonnes espèces, de biotopes où elles étaient numériquement dominantes, REISS propose de conserver les noms qui sont devenus ceux des formes principales, pour désigner les sous-espèces. Ainsi l'ancienne espèce *Sphinx peucedani* décrite par ESPER, de l'Allemagne centrale, devient la ssp. *peucedani* et correspond en gros à la var. *borealis* Bgff. Toutes les f. *peucedani* qui volent en dehors de l'aire de la ssp. sont alors désignées sous le nom de f. *peucedanoides* Reiss. De même l'ancienne *Sphinx ephialtes* L. devient la ssp. typique *Z. e. ephialtes* avec comme habitat le Valais. En dehors de cette aire, la forme type devient f. *ephialtoides* Reiss, et ainsi pour les ssp. *athamanthae*, *coronillae*, etc.

De la sorte, chaque forme génotypique peut être désignée sous deux noms suivant sa localisation, ce qui est ridicule.

CONCLUSIONS

Le linnéon *Zygaena ephialtes* L. comprend quatre groupes de formes dont les caractères distinctifs fondamentaux: type peucédanoïde ou éphialtoïde, coloration rouge ou jaune, sont conditionnés par deux couples de gènes allélomorphes qui ne sont pas liés au sexe et subissent la ségrégation indépendante.

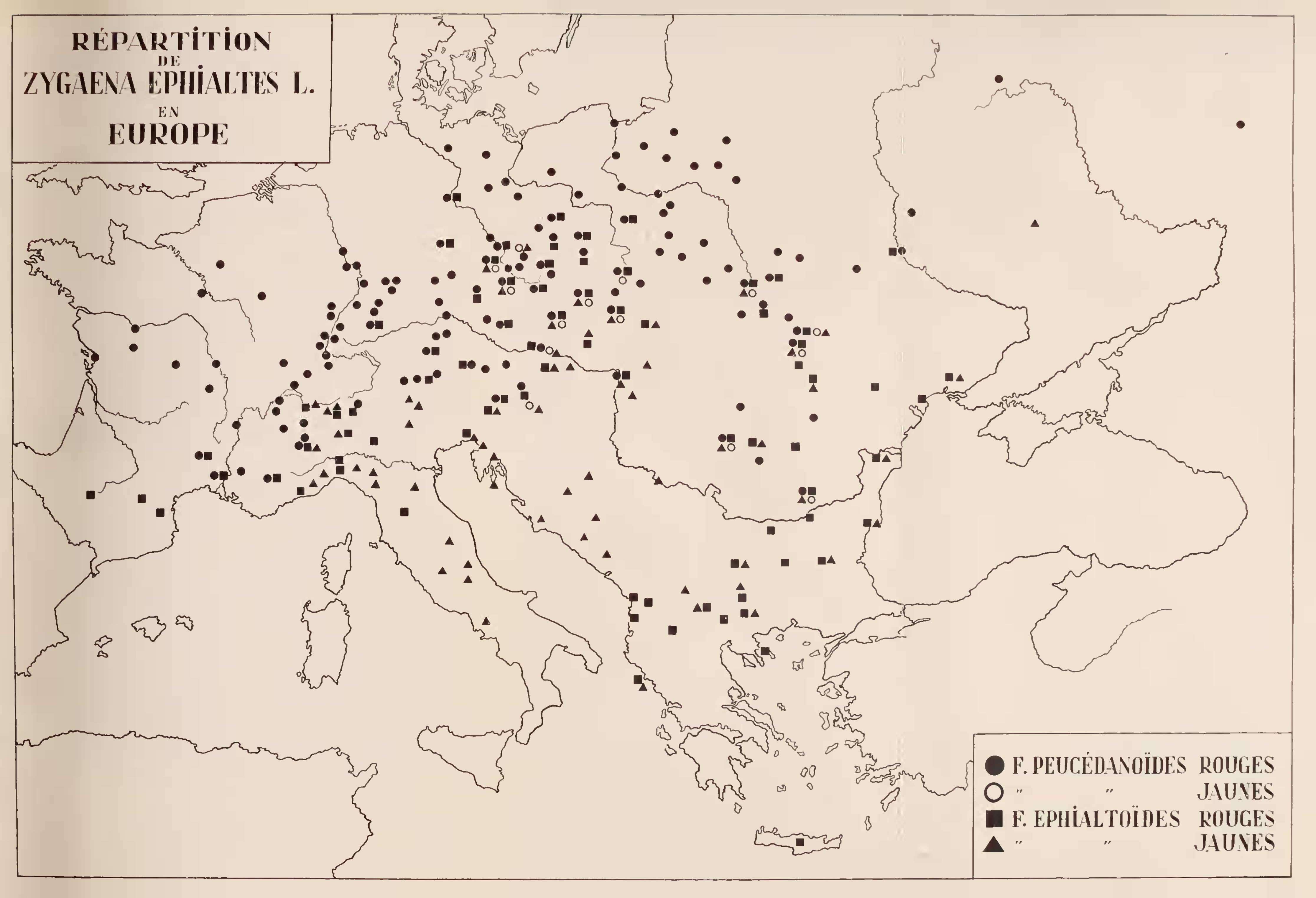
Le facteur peucédanoïde (P) domine le facteur éphialtoïde (p). Cette dominance est cependant inconstante en ce sens que les f. hétérozygotes (Pp) présentent une variabilité plus grande que les f. homozygotes. Les hybrides intermédiaires extrêmes obtenus dans nos élevages correspondent aux f. *Metzgeri* et *Günneri* pour les rouges, *nigroaeacus* pour les jaunes.

Le facteur rouge domine le facteur jaune. Dans tous nos croisements réalisés à partir de f. rouges de Promenthoux (Vaud) et Martigny (Valais) et de f. jaunes de Fischamend près de Vienne, nous avons constaté la dominance complète et constante du rouge.

La variabilité numérique des taches des ailes résulte de l'action de facteurs génétiques et le caractère *bipunctata* (deux points sur l'aile postérieure) domine *unipunctata* (un seul point). Ces deux caractères subissent une ségrégation monohybride très nette.

Par croisement de f. peucédanoïdes-rouges *unipunctata* avec des f. éphialtoïdes rouges *bipunctata*, nous avons réalisé la synthèse de f. peucédanoïdes rouges *bipunctata* qui ne paraissent jamais avoir été observées dans la nature.

Nous avons précisé la répartition des quatre groupes de formes, et esquissé une critique des méthodes généralement employées en entomologie pour l'identification et la désignation des sous-espèces.


RÉPARTITION
DE
ZYGAENA EPHIALTES L.
EN
EUROPE
F. PEUCÉDANOÏDES ROUGES
" " JAUNES
F. EPHIALTOÏDES ROUGES
" " JAUNES

BIBLIOGRAPHIE

1930. Beliajeff, N. K. *Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Lepidopteren.* Zeitschr. f. Indukt. Abst. u. Vererbungslehre, Bd. 54.

1934. Bovey, P. *Recherches génétiques sur Zygaena ephialtes L.* Rev. suisse de zool., t. 41.

1936. —— *Résultats de croisements entre diverses formes de Zygaena ephialtes* L., C. R. Soc. Biol., t. CXXII.

1912. Burgeff, H. *Beiträge zur Biologie der Gattung Zygaena Fab. III. Über die Futterpflanze der Zygaenenraupen.* Zeitschr. für Insektenbiologie, Bd. VIII.

1914*a*. —— *Gattung Zygaena Fab. in: Lepidopterorum Catalogus*, Pars 33. W. Junk, éd. Berlin.

1914*b*. —— *Kommentar zum paläarktischen Teil der Gattung Zygaena des von Chr. Aurivillius und H. Wagner herausgegebenen Catalogus Lepidopterorum.* Mitt. Münchener Ent. Ges., 5. Jahrg. Nr. 5-8.

1921*a*. —— *Beiträge zur Biologie der Gattung Zygaena F. IV. Über die Entwicklung der Zygaenenraupen.* Mitt. der Münchener Ent. Gesell., 11. Jahrg., Nr. 9.

1921*b*. —— *Polymorphismus und Erblichkeit bei Zygaena ephialtes L.* Ent. Zeitschr. Frankfurt a.M., Jahrg. XXXV, Nr. 6.

1916. —— *Kommentar zum paläarktischen Teil der Gattung Zygaena Fab. des früher von Ch. Aurivillius und H. Wagner, jetzt von E. Strand herausgegebenen Lepidopterorum Catalogus.* Teil II. Mitt. Münchener Ent. Gesell., 16. Jahrg., Nr. 1-8.

1895/96. Caradja, A. von. *Die Grosschmetterlinge des Königreiches Rumänien.* Iris, Bd. VIII-IX.

1930. —— *Beitrag zur Lepidopterenfauna der südlichen Dobrogea, insbesondere der sogenannten « Coasta de Argint ».* Bull. sect. scient. Acad. Roumaine, XIII an, nº 3.

1926-28. Carrara, G. *I macrolepidotteri del Territorio di Trieste.* Atti Mus. stor. nat. Trieste. XI.

1887. Calberla, H. *Die Macrolepidopterenfauna der römischen Campagna und der angrenzenden Provinzen Mittel-Italiens.* Iris, Bd. I.

1932. Cuénot, L. *La genèse des espèces animales.* Librairie Félix Alcan, Paris.

1936. —— *L'Espèce.* G. Doin & Cie, éd. Paris.

1916. Culot, J. *Guide du Lépidoptériste.* A. Jullien, éd. Genève.

1898. Czekelius, D. *Kritisches Verzeichnis der Schmetterlinge Siebenbürgens.* Verh. u. Mitt. des Sieb. Vereins für Naturw., Bd. XLVII.

1930. Daniel, F. und Kolb, L. *Beiträge zur Lepidopterenfauna Zentral-Ungarns.* Mitt. Münchener Ent. Ges., 20. Jahrg.

1930. Dannehl, F. *Beiträge zur Makrolepidopteren-Fauna Südtirols, III. Teil.* Ent. Zeitschr. Frankfurt a.M., Jahrg. XXXXIII.

1937. Dobzhansky, Th. *Genetics and the origin of species.* Columbia University Press, New-York.

1851. Donzel, H. *Notice entomologique sur les environs de Digne et quelques points des Basses-Alpes.* Lyon.

1899. Favre, E. *Faune des Macro-Lépidoptères du Valais et des régions limitrophes.* Schaffhouse.

1899. Fleck, E. *Die Macrolepidopteren Rumäniens.* Bulletin Soc. des Sciences, Jahrg. VIII. Bucarest.

1880. Frey, H. *Die Lepidopteren der Schweiz.* Leipzig.

1923. Heinrich, R. *Beitrag zur Makrolepidopterenfauna von Digne (Basses-Alpes).* Beiheft zum Jahrg. 1923 der Deutschen Ent. Zeit.
I. Nachtrag. D. Ent. Zeit. 1928.
II. Nachtrag. Id. 1938.

1923. Hofmann, F. und Klos, R. *Die Schmetterlinge Steiermarks.* Mitt. naturw. Ver. Steiermark, Bd. 59.

1911. Höfner, G. *Die Schmetterlinge Kärntens.* Mitt. des naturhist· Landesmuseums für Kärnten, Nr. 1-2.

1922. Holik, O. *Zyg. ephialtes v. peucedani Esp., eine eigene Art ?* Zeitschr. des Österr. Ent. Vereines, 7. Jahrg., Nr. 7/9.

1929. —— *Die Zygaenen Böhmens.* Sonderdruck aus Dr. J. Sterneck: « Prodromus der Schmetterlinge Böhmens ».

1932. —— *Polnische und ukrainische Zygaenen.* Iris, Bd. 46.

1933. —— *Über Zygaenen-Bastardierungen im allgemeinen und die Kreuzung Z. filipendulae L. ♀ × Z. ephialtes L. ♂ im besonderen.* Iris, Bd. 47.

1937. —— *Nouvelles races de Zygaena ephialtes L.* « Lambillionea ». Revue mensuelle belge d'Entomologie, nº 6.

1939. —— *Rassenanalytische Untersuchungen an den in Polen vorkommenden Arten der Gattung Zygaena Fabr.* (Lepidoptera). Ann. Mus. Zool. Polonici, Tom XII, Nr. 1.